Aus der Abteilung Bienenkunde des Institutes für Landwirtschaftliche Zoologie der Universität Berlin

Die peritrophischen Hüllen der Honigbiene

mit besonderer Berücksichtigung der Zeit während der Entwicklung des imaginalen Darmes

Ein Beitrag zum Studium
der peritrophischen Membran der Insekten

Mit 29 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Martin Hering
aus Berlin-Weißensee

Tag der Promotion: 12. Oktober 1939
Tag der mündlichen Prüfung: 14. Dezember 1938

1939

Aus der Abteilung Bienenkunde des Institutes für Landwirtschaftliche Zoologie der Universität Berlin

Die peritrophischen Hüllen der Honigbiene

mit besonderer Berücksichtigung der Zeit während der Entwicklung des imaginalen Darmes

Ein Beitrag zum Studium
der peritrophischen Membran der Insekten

Mit 29 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Martin Hering
aus Berlin-Weißensee

Tag der Promotion: 12. Oktober 1939
Tag der mündlichen Prüfung: 14. Dezember 1938

1939

Referenten: Prof. Dr. Ulrich
Prof. Dr. Seidel

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 66. Abt. f. Anatomie. 1939.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem u. R. Hesse in Berlin-Frohnau.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einführung und Themastellung 130
II. Methoden 139
III. Hauptteil 143
A. Die Arbeiterin 145
1. Studium der Schnittserien 145
2. Beobachtungen am überlebenden Darm 161
3. Chitinproben 164
4. Erörterung der Bildungsweisen der peritrophischen Hüllen . . . 166
B. Die Geschlechtstiere 171
1. Die Imagines 171
2. Die Larven 176
3. Vergleich zwischen Imagines und Larven 179
C. Kurze Betrachtung der von einer anderen Insektengruppe (Dipteren) bisher bekannten Ergebnisse 181
D. Die Kothüllen 183
IV. Zusammenfassung und Schluß 183
Literaturverzeichnis 187

I. Einführung und Themastellung.

Angesichts der zahlreichen Untersuchungen, die über die „peritrophische Membran“ des Insektenmitteldarms entstanden sind, bedarf es einer gewissen Rechtfertigung, wenn man es von neuem unternimmt, sich mit diesem spröden und auffallend unübersichtlichen Thema zu befassen. Die erste Rechtfertigung liegt zweifellos darin, daß es bis auf den heutigen Tag zu keiner befriedigenden oder abschließenden Auffassung über jenes merkwürdige Gebilde gekommen ist. Seitdem es von Balbiani, 1890 erstmalig peritrophische Membran genannt und nun in der Folge mehr beachtet worden ist, schwanken die darüber geäußerten Anschauungen hin und her und widersetzen sich einer klärenden Zusammenfassung. Eine Arbeit der letzten Jahre (v. Dehn, 1933) schien hier Wandel zu schaffen. Aber auch sie fand in wenigen Jahren eine z. T. ins Gegenteil schlagende Kritik. Auf diese Situation sei hierdurch hingewiesen, und es gehört bereits zu den Ergebnissen meiner Bemühungen, wenn ich meine, daß auch in absehbarer Zeit das Problem noch nicht erledigt sein wird. Seine Literatur ist wiederholt zusammengefaßt und besprochen worden (z. B. Chatton, 1920, Armbruster, 1931, v. Dehn, 1933), so daß sich ein neuerliches Referat hierüber erübrigt.

Viele Widersprüche in den bisherigen Ergebnissen beruhen auf falschen Verallgemeinerungen. So ist es offenbar unzulässig, von einer Art oder Familie auf andere zu schließen, und ebenso unzulässig ist es, die an einem Individuum gewonnenen Ergebnisse auf alle Artindividuen auszudehnen, zumal es sich um ein Thema handelt, das unterschiedliche Ernährungs- und Verdauungszustände in Rechnung zu setzen hat. Ebenso unzulässig ist die Verallgemeinerung nicht nur von Larvenbefunden auf imaginale Verhältnisse, sondern überhaupt von Befunden an einem Entwicklungsstadium auf andere, selbst unmittelbar benachbarte. Bei staatenbildenden Insekten mit mehreren Ständen gesellt sich hierzu noch die Berücksichtigung der Kastenunterschiede. Neben der Möglichkeit entwicklungsgeschichtlicher Verschiedenheiten ist aber auch ebensosehr innerhalb eines gegebenen Stadiums, z. B. innerhalb des Larvenstadiums, mit einer verschiedenen Ausprägung der peritrophischen Membran selbst zu rechnen. Ich werde noch auf die Frage zurückkommen, ob es richtig ist, die peritrophische Membran wie ein echtes Organ zu beschreiben oder sie nur als den wechselnden Ausdruck verdauungsphysiologischer Vorgänge zu betrachten. Unter solchen Erwägungen ist es durch-

aus möglich — und auch dies gehört bereits zu den Ergebnissen dieser Untersuchungen —, daß die einzelnen Untersucher nicht eigentlich widersprechende Ergebnisse gehabt haben, sondern nur unvollständige, indem sie jeweils nur eine Seite einer an sich vielseitigen Erscheinung erfaßten.

Eine weitere Quelle von Unstimmigkeiten liegt in der Vernachlässigung größter terminologischer Genauigkeit.

Eine besondere Schwierigkeit und Gefahr für all diese Untersuchungen sehe ich — wenigstens nach den an meinem Objekt gewonnenen Eindrücken — in einer gewissen Unübersichtlichkeit, Unterschiedlichkeit und gelegentlichen Unvereinbarkeit der Schnittbilder. Sie können verwirrend wirken und den deutenden Beobachter leicht dazu leiten, seine Zuflucht zu einer allzu idealisierten oder stark schematisierten Darstellung zu nehmen. Manche Ergebnisse machen diesen Eindruck.

Richtige Präparation vorausgesetzt, beruht diese Gefahr im wesentlichen auf den Grenzen der morphologischen Methode. Sie war bisher das alleinige Mittel all dieser Untersuchungen und ist auch das Hauptmittel der vorliegenden Arbeit. Im Gegensatz hierzu habe ich den als Schlußergebnis noch genauer diskutierten Eindruck gewonnen, daß die Frage der peritrophischen Membranen ohne eingehende physiologische Studien nicht endgültig zu lösen ist. In diesem allgemeinen Zusammenhang erinnere ich nur an die wünschenswerte Durchführung von Fütterungsversuchen, an die notwendige Verknüpfung des speziellen Themas der peritrophischen Membranen mit dem Sekretionsmodus der Mitteldarmzellen und an zellphysiologische Methoden, wie sie namentlich von G. Hirsch entwickelt wurden. Auch die recht vernachlässigte Beobachtung am lebendfrischen Totalpräparat gehört hierher.

Die peritrophische Membran ist bei Vertretern der verschiedensten Insektengruppen untersucht worden. Dabei wurde im wesentlichen immer versucht, drei Fragen zu lösen: 1. wo wird die peritrophische Membran gebildet, 2. aus welchen Stoffen besteht sie, und 3. welches ist ihre Bedeutung?

1. Der Entstehungsort ist gewöhnlich das Einteilungsprinzip, nach dem Übersichten über unser Thema vorgenommen werden. Bald wird das ganze Epithel, bald bestimmte Regionen des Vorderteils des Mitteldarms als Ursprung unserer Gebilde angesehen. Manchmal wird auch festgestellt, daß beide Bildungsweisen sich er-

gänzen. Vielfach ist die Tendenz zu bemerken, aus dem Befund bei einem Beispiel zu verallgemeinern.

2. Die Antworten auf die nächste Frage sind bis zum heutigen Tage ebenfalls unbefriedigend gegeben worden. Charakteristisch für dieses Teilproblem ist, daß man die Frage auch in die Formel bringen kann: Chitin oder nicht Chitin. Während die einen Untersucher Chitin für den Stoff der peritrophischen Membran angeben, sagen ihre „Gegner": kein Chitin, ohne aber einen bestimmten, genau definierten Stoff als Material angeben zu können.

3. Die Bedeutung der peritrophischen Membran soll darin liegen, daß sie dem Epithel Schutz vor harten und scharfen Nahrungsteilchen gewährt, daß sie als Filter wirkt oder daß sie Träger der zur Verdauung notwendigen Stoffe ist. Fast jedem Bearbeiter dieser Frage scheint dabei aber klar zu sein, daß diese Angaben alles mehr Vermutungen als sichere Erkenntnisse sind. Öfter wird diese Frage gar nicht erwähnt oder offen gelassen.

Ein Vergleich der für die Honigbiene vorliegenden Untersuchungen zeigt, daß nicht einmal für ein einzelnes Objekt eine einheitliche Lösung gefunden worden ist.

1. Der Entstehungsort für die peritrophische Membran bei der Imago der Arbeitsbiene scheint nach der Literatur ziemlich sicher das ganze Mitteldarmepithel zu sein, denn fast alle Autoren geben diesen Ort als Ursprung an (vgl. Tab. 1). Nur WIGGLESWORTH (1930, p. 604, 1934) und J. EVENIUS (1923) glauben, daß auch noch besondere Zellen am Vorderende des Mitteldarms einen Beitrag liefern. Anders liegen die Verhältnisse bei der Larve. Es sind zwar auch nur 2 Autoren, die die Bildung nur von vorderen Zellen annehmen, NELSON (1924) und CHR. EVENIUS (1925), aber das Verhältnis zur Gesamtzahl der Untersucher ist viel ungünstiger (2 : 6 gegen 2 : 13), um eine gleichmäßige Ansicht zu erkennen, zumal ja noch für die Larve die Entstehung nur vom Vorderende angegeben wird, während bei der Imago auch das gesamte Epithel beteiligt ist.

2. Recht wenig Einheitlichkeit herrscht in den Meinungen über das Material der peritrophischen Membran. Chitin, Umbildungen des Zellplasmas, Gerinnungsstoffe, schleimige Massen und selbst die abgestoßenen Epithelzellen werden als Grundstoffe angegeben (vgl. Tab. 1). Die beiden letzten Bearbeiter, v. DEHN (1933, 1936) und WEIL (1935), stehen sich wieder scharf gegenüber. v. DEHN will Chitin nachgewiesen haben, WEIL spricht von Schleimhüllen gallertiger Konsistenz.

Tabelle 1.

Autor	Ort	Material	Bedeutung
		Imago ♀	
v. Dehn, 1933	ganze Oberfläche des Epithels	Chitin	
J. Evenius, 1923	Vorderteil plus ganzes Epithel	Abscheidungsprodukte	
J. Evenius, 1925		Bildung nicht durch Sekretionstätigkeit	
Hertig, 1923	ganze Oberfläche	braune gelatinöse Massen	
Hunkeler, 1925	ganze Oberfläche	abgestoßene Epithelzellen	Funktion der Verdauung
Koehler, 1921		gallertige, schleimige Massen	Beziehung zur Verdauung; Schutz
(Loele), 1914	ganzes Epithel	Ergebnis der Reaktion von Kropfinhalt auf Mitteldarmsekrete	
Pavlovski u. Zarin, 1922	ganze Oberfläche	feste Sekretion	Verhinderung des schnellen Abfließens der Nahrung
Petersen, 1912	„Mitteldarm“	kein Chitin, Eiweißreaktion	
Snodgrass, 1925	ganze Oberfläche	Reste des umgeformten und abgehobenen Stäbchensaumes	
Trappmann, 1923	ganze Oberfläche	Umbildung des Stäbchensaumes durch sekretor. Tätigkeit d. Epithelzellen	Schutz; Festhalten von Nahrung und Verdauungssekreten
Weil, 1935	ganze Oberfläche	Schleimhüllen gallertiger Konsistenz	Filter; Schutz; Verhinderung d. Abfließens d. Darminhalts
Wigglesworth 1930	Vorderteil plus ganze Oberfläche	Chitin plus unbestimmt	
		Larve ♀	
Anglas, 1901	ganzes Epithel	Chitin	
Chr. Evenius, 1926	Vorderteil		
Nelson, 1924	Vorderteil		
Oertel, 1930	ganzes Epithel	ein Sekret	
Rengel, 1903	ganzes Epithel	Intima der Epithelzellen	
Schiemenz, 1883	ganzes Epithel	Oberste Schicht der Intima	

3. Die Bedeutung der peritrophischen Membran (vgl. Tab. 1) wird in erster Linie in einer Schutzfunktion gesehen. Ich möchte hier betonen, daß damit keine Erklärung für ihr Vorhandensein gegeben ist, ohne damit behaupten zu wollen, daß andere darin eine Erklärung sehen. Sie ist bei einer ganzen Reihe von Säftefressern verschiedenster Spezialisierung vorhanden, während sie bei diesen sonst als unnötig fehlt, da ja keine verletzend wirkenden Stoffe in den Mitteldarm gelangen. Auch haben die Ameisenimagines keine peritrophische Membran, und doch besteht die Nahrung mancher Arten aus Stoffen, die harte Teile enthalten. Der Schutz des Mitteldarmepithels kann also höchstens sekundäre Aufgabe der peritrophischen Membran sein. Zweitens soll die nahrungumhüllende Membran für die Ausnützung der Nahrung von Wichtigkeit sein, indem sie deren zu schnelles Abfließen verhindert. Warum aber der Transportmechanismus für den Darminhalt diese Hüllen weniger erfassen soll als die Nahrung, ist nicht recht einzusehen. Drittens wird ihr eine gewisse Filtertätigkeit zugeschrieben, da sie nach den Untersuchungen einiger Autoren — DEHN (1933) und WEIL (1935) — für Farbstoffe verschieden durchlässig ist. Wie sie sich jedoch gegen mehr oder weniger abgebaute Nahrungsstoffe verhält, ist leider unbekannt. Schließlich soll die peritrophische Membran die Funktion der Verdauung haben. Sie besteht nach den betreffenden Angaben aus den abgestoßenen Epithelzellen, die erst in diesem Zustand ihre Verdauungstätigkeit aufnehmen sollen.

Hiernach möchte ich die Aufgaben, zu deren Lösung die vorliegenden Untersuchungen unternommen wurden, etwa folgendermaßen formulieren: Durch Untersuchung der pupalen und imaginalen Verhältnisse ist die Entstehung der peritrophischen Hüllen bei der Arbeiterimago im Laufe ihrer Entwicklung aus der Puppe zu ergründen. In einer gewissen Ausschöpfung rein morphologischer Methoden sollen die einzelnen Entwicklungsstadien und die drei Bienenwesen, Arbeiterin, Königin und Drohne, besonders untersucht werden, soweit möglich unter Heranziehung der Lebendbeobachtung. Bei alledem kam es mir in erster Linie darauf an, möglichst reiche und lückenlose Entwicklungsserien zu studieren, um nach Möglichkeit individuelle Differenzen zu berücksichtigen und den Charakter des Stichprobenhaften zu vermeiden. Wie mit der Einleitung bereits angedeutet, bin ich bemüht gewesen, die Darstellung terminologisch einwandfrei, möglichst unschematisch und wenigstens im Hinblick auf physiologische Gesichtspunkte durchzuführen. Das

Streben nach Vereinigung widersprechender Angaben und nach der Eröffnung neuer Wege zur endgültigen Klärung des Wesens der peritrophischen Hüllen ergaben sich als weitere Aufgaben von selbst. Endlich wollte ich durch fast ausschließliche Anwendung von Photographien eine objektive bildliche Darstellung erreichen und dadurch Fehler, die in Zeichnungen durch persönlichen Stil und verschiedenen Grad der Darstellungskunst entstehen können, vermeiden.

Eine Übersicht über die Entwicklung der Honigbiene, wie sie für die Bezeichnung des Alters der von mir untersuchten Stadien erwünscht ist, gebe ich in den Tab. 2 u. 3, von denen Tab. 2 gleichzeitig eine vergleichende Übersicht über die von den einzelnen Autoren verschieden durchgeführte Abgrenzung der Stadien darstellt. Die von mir benutzte Terminologie der peritrophischen Hüllen selbst lautet folgendermaßen:

I. Der Valventrichter; er ist eine Verlängerung der Valve und soll in der Arbeit nicht beachtet werden, da er seiner Entstehung nach genügend bekannt ist (Abb. 1 T).

II. Peritrophische Hüllen.

a) Ein Valvenstrom, d. s. Sekrete, die aus einer Zone besonderer Zellen rings um die Valve stammen (Abb. 1 V).

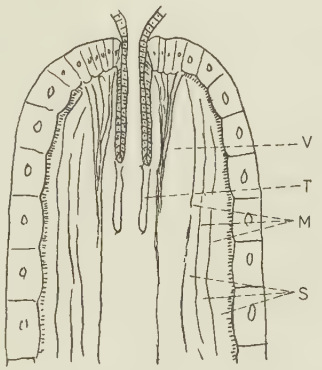

Abb. 1. Schematische Darstellung des Vorderteils des Insektenmitteldarms. T Trichter. V Valvenstrom. M membranartige Hüllen. S sekretartige Hüllen.

Diese vordere Zone ist mit verschiedenen Namen belegt worden, z. B. Cardiaring, Ringwulst, Ringsehne, Promesenteronring. Bei den Imagines der Honigbiene handelt es sich um eine kleine erste Falte, die im Gegensatz zu den folgenden über einem Bindegewebsstrang, einer Ringsehne (Schiemenz), liegt und sich außerdem durch ihre Entwicklungsgeschichte auszeichnet. Bei den Larven sind es besondere Zellen in gleicher Fläche mit den übrigen Mitteldarmzellen. Die beiden Zonen sind für Imago und Larve nicht gleichzusetzen. Ich bezeichne sie deshalb mit „Ringsehnenfalte“ — in Anlehnung an ältere Bezeichnungen — für die Imago und mit „vorderer Zellring“ für die Larve.

b) Nahrungsumhüllende Elemente, die vom ganzen Epithel stammen.

1. Membranartige Hüllen (Abb. 1 M),

2. Sekretartige Hüllen mit massigerem Charakter (Abb. 1 S).

Ta

Tag	ZANDER, 1922 b	KOEHLER, 1923		PRELL, 1924		
1	Ei	Ei		Ei		
2						
3						
4		I. Lst.	Jungmade	I. Lst.	Jg. Rdm.	
5		II. „		II. „		
6		III. „		III. „		
7	Rundmade	IV. „	Jg. Rdm.	IV. „		
8		V. „	Erw.		Erw. Rdm.	Verdeck.
9			Rdm.			
10	Nymphe od. Streckmade		Streckmade	V. „	Streckmade	
11						
12	Kokon.	Semi oder Vorpuppe				
13	Htg.		1. Htg.			
14						
15		Puppe				
16				Puppe		
17	Puppenzeit		2. Htg.			
18		Subim. oder Nachp.				
19			3. Htg.			
20		Imago oder Jungbiene		Jungbiene		
21	Htg. Schl.					Ausl.
22			Schl.			
.	Imago		Imago			Imago
.						

Larve: 1. Htg. – 2. „ – 3. „ – 4. „ – 5. Htg.

Nymphe: 1. Htg. – 2. Htg. – 3. Htg. – Schl.

Larve: Jg. Rdm. – Erw. Rdm. – Verdeck.

elle 2

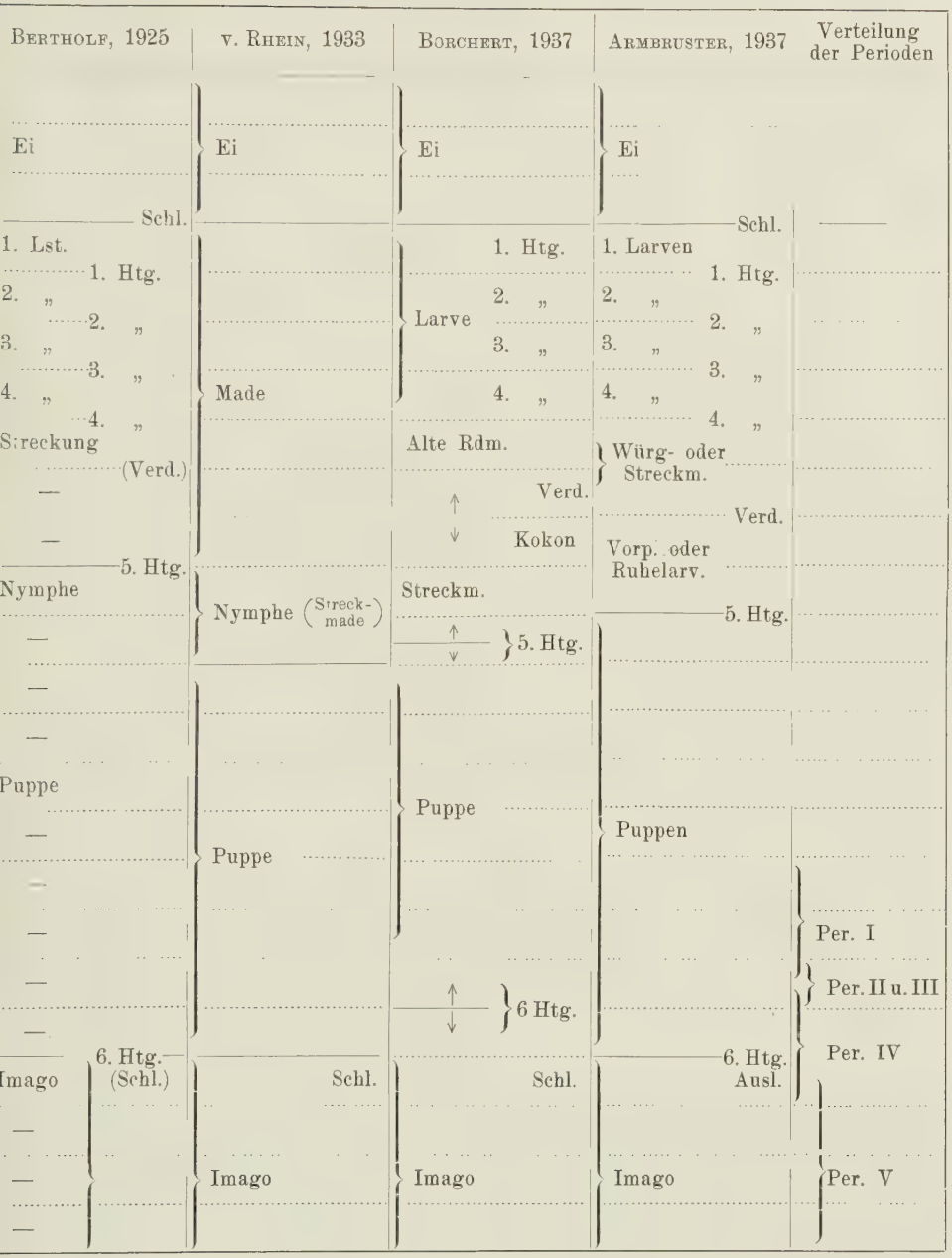
Bertholf, 1925
v. Rhein, 1933
Borchert, 1937
Armbruster, 1937
Verteilung der Perioden
Ei
Ei
Ei
Ei
Schl.
Schl.
1. Lst.
1. Htg.
2. „
2. „
3. „
3. „
4. „
4. „
Streckung
(Verd.)
5. Htg.
Nymphe
Made
1. Htg.
2. „
Larve
3. „
4. „
Alte Rdm.
Verd.
Kokon
Streckm.
5. Htg.
Nymphe (Streck-made)
1. Larven
1. Htg.
2. „
2. „
3. „
3. „
4. „
4. „
Würg- oder Streckm.
Verd.
Vorp. oder Ruhelarv.
5. Htg.
Puppe
Puppe
Puppe
Puppen
6 Htg.
6. Htg. (Schl.)
Imago
Schl.
Schl.
6. Htg. Ausl.
Imago
Imago
Imago
Per. I
Per. II u. III
Per. IV
Per. V

Tabelle 3.

Arbeiterin

Tatsächliches Alter (Tg.)	1—3	4—12	13—	18	1/4	1/2	3/4	19	1/4	1/2	3/4	20	1/4	1/2	3/4	21	Schl.	...
Anzahl				2	2	1	2	5	3	3	3	5	2	2	0	0	3	10
Verschiebungen									+2			—2						
Physiologisches Alter (Per.)				I					II	III	IV							V
Anzahl				12					5	3	10						3	10
Allgemeine Entwickl.-Stuf.	Ei ⟷ Larve ⟷ Puppe ← ——— → Imago																	

Weisel

Tatsächliches Alter	1—3	4—8	9—16	...
		Verdeck.	Schl.	
Anzahl und ungef. Alter		5	6	
Allgemeine Entwickl.-Stuf.	Ei ⟷ Larve ⟷ Puppe ⟷ Imago			

Drohne

Tatsächliches Alter	1—3	4—9	10 ——— 24	...
		Verdeck.	Schl.	
Anzahl und ungef. Alter		4		5
Allgemeine Entwickl.-Stuf.	Ei ⟷ Larve ← → Puppe ← ——— → Imago			

Der Valvenstrom kommt bei der Honigbiene nur bei den Larven vor und wird in einer anderen Arbeit, die sich speziell mit den Larven beschäftigt, eine wesentlich genauere Darstellung finden. Die membranartigen Hüllen und die sekretartigen Hüllen sind nicht unbedingt gleichzeitig vorhanden. Es kommt vor, daß nur Hüllen vom Typ 1 oder nur solche vom Typ 2 vorhanden sind.

II. Methoden.

Da am 19. Tage nach der Eiablage zum ersten Male eine Bildung auftritt, die den Charakter der peritrophischen Hüllen hat, wurden Puppen im Alter von 18, $18^1/_4$, $18^1/_2$, ... Tagen und schließlich schon schlüpfende Imagines der Arbeiterin fixiert und die Hinterleiber frontal geschnitten. Der Darmkanal ließ sich nämlich an den Puppenstadien wegen der Jugendlichkeit der Gewebe fast nie herauspräparieren, ohne zerstört zu werden. Für eine zweite Serie von Entwicklungsstufen wurde später nur noch eine Folge von 24 Stunden zu 24 Stunden genommen; denn es stellte sich heraus, daß die individuellen Schwankungen in der Entwicklungsgeschwindigkeit sechsstündige Perioden weit überdecken.

Das Alter wurde in der Weise festgestellt, daß die Königin beim „Stiften" beobachtet und jede bestiftete Stelle notiert wurde. Die einzelnen Zellen wurden dazu durch folgende Einrichtung markiert. Die Rähmchen eines Schnetterschen Beobachtungsstockes (Schnetter, 1934), der für Verhältnisse mit Zander-Maß (im wesentlichen charakterisiert durch das Rähmchenmaß 20×40 cm) gebaut war, wurden mit einem Koordinatensystem versehen, dessen Achsen einen Winkel von 120^0 bildeten (Abb. 2). Als Achsenrichtung war einmal die Senkrechte auf den seitlichen Wänden der Zellen, zum anderen Male die Senkrechte auf der oberen linken bzw. unteren rechten Zellwand gedacht. Dadurch wurden beide Achsen der Zellreihen parallel. Diese Anordnung hat die größtmöglichen Einheitsstrecken zur Folge und gewährleistet dadurch die entsprechende Ablesegenauigkeit. Die Markierung auf den Rähmchenleisten geschah entweder, indem an die Stellen, die von den Verbindungslinien der Zellmitten getroffen wurden, die Zahlen 1—n (n ungefähr gleich 40) geschrieben wurden oder indem dorthin die Köpfe von bunten Glaskopfnadeln gesetzt wurden. 10 verschiedene Farben bedeuteten die Zahlen 1—10; die Nummern der Zehnerfolgen gaben den Zehner an. Es kamen für jede Achse höchstens 4 solche Folgen in Frage, deshalb war eine nähere Bezeichnung nicht notwendig. Weil die Bienen das Rähmchenholz gern mit Wachs überziehen, Glasköpfe aber nicht so leicht überdeckt werden können wie geschriebene Zahlen, erwies sich die Numerierung durch farbige Knöpfe als besser, wenn auch das Erkennen der Zahlen schwieriger ist und einige Übung erfordert. Jeder Zelle sind so zwei Zahlen zugeordnet, die mit einer einfachen Ablesevorrichtung sicher be-

stimmt werden können (Abb. 3). Ein Holzrahmen von ungefähr der doppelten linearen Größe der SCHNETTER-Rähmchen war auf beiden Seiten mit parallelen Drahtkreuzen von 120° Schenkelwinkel versehen. Die gemeinsamen Ebenen entsprechender Drähte standen auf der Rahmenebene senkrecht. Über die beiden gemeinsamen Schnittpunkte hinweg wurde die einzelne Zelle beobachtet. Das doppelte Kreuz gewährte ein parallaktisches Ablesen. Da die Vorrichtung mit einer Hand bedient werden kann, ist die andere zum Schreiben frei.

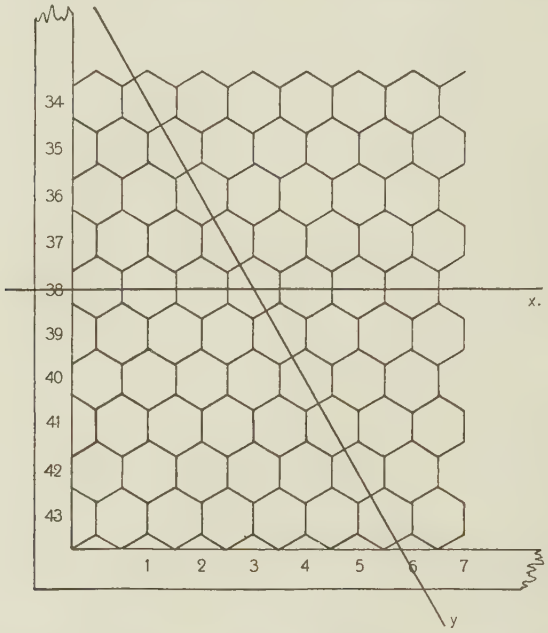

Abb. 2. Schema der linken unteren Ecke eines Rähmchens. x und y stellen die Drähte der Ablesevorrichtung dar. Sie stehen gerade über der Zelle (6,38).

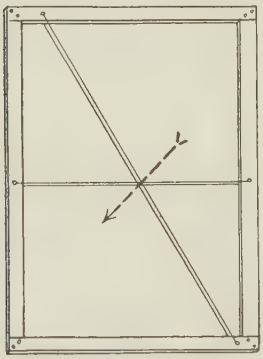

Abb. 3. Ablesevorrichtung.

Die Volksentwicklung im SCHNETTER-Kasten war sehr ungünstig. Es zeigte sich, daß der Verkehr zwischen den einzelnen Waben sehr erschwert war. So kam es immer wieder vor, daß die Königin ein Rähmchen nicht verließ, obwohl sie alle Zellen bestiftet hatte und Nachbarrähmchen völlig frei und von den Bienen zum Bestiften bereit gemacht waren. Die Hindernisse zwischen den Waben sind so groß, daß das Volk in Völkchen zersprengt wird und die abgesprengten Teile sich weisellos fühlen. Weitere Beobachtungen fanden deshalb in einem gewöhnlichen ein-

schichtigen Beobachtungsstand statt, der für zwei Zander-Rahmen gebaut war. Dazu wurden einfach drei kleine Rahmen in einen großen geklemmt (Abb. 4).

In der Literatur wird angegeben, daß auch bei adulten Bienen mit dem Alter die Anzahl der peritrophischen Hüllen veränderlich ist (v. Dehn, 1933, p. 90). Da es ferner möglich schien, daß mit dem Wechsel der Nahrung, der im Laufe des Lebens der Arbeiterin im Zusammenhang mit ihrer verschiedenen Tätigkeit im Stock stattfindet, auch die Vorgänge im Mitteldarm verschieden sind, wurde auch das Alter der adulten Bienen beachtet. Dazu wurden die schlüpfenden Imagines nach der v. Frischschen Methode gezeichnet und, wenn sie das gewünschte Alter erreicht hatten, aus dem

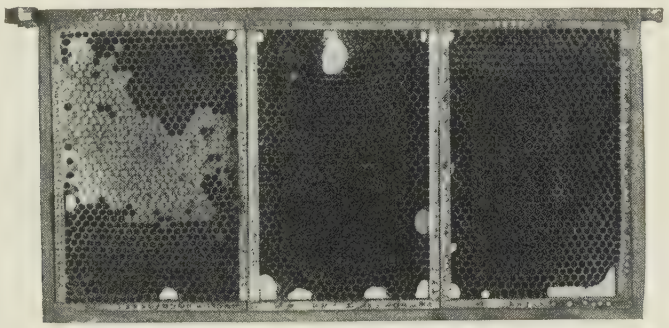

Abb. 4. Zanderrahmen mit drei Schnetterrähmchen. Das rechte zeigt Markierung der Zellen durch Glaskopfnadeln.

Stock genommen, getötet, der Darm wurde herauspräpariert, fixiert usw.

Auf eine scheinbare Ungenauigkeit in der Zeitzählung mag hier noch hingewiesen werden. Da das Schlüpfen praktisch nie mit einem Zeitpunkt zusammenfällt, der in die Reihe der Maßdaten gehört, tritt mit der neuen Zeitzählung eine scheinbare Unstetigkeit ein. Diese Ungenauigkeit ist belanglos, weil das physiologische Alter selten mit dem gemittelten übereinstimmt, wie oben schon gesagt wurde, und da für die Beurteilung eines Lebensvorganges ja nur das physiologische Alter maßgebend ist, und beachtet werden muß. Dieses Abweichen des Entwicklungsgrades von dem gemittelten Alter ist oft recht erheblich und auch schon von anderen festgestellt worden (Schlottke, 1925, p. 694, Kosmin u. Kowarow, 1932,

p. 269). Zudem entwickeln sich manchmal einzelne Organe im Individuum bald schneller, bald langsamer, so daß eine altersmäßige Anordnung der Entwicklungsstufen sehr schwer ist. Die Faktoren, von denen die Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Individuen und Organe abhängt, sind ja gar nicht bekannt. So wurden z. B. in zwei Jahren keine Puppen gefunden, die $20^3/_4$ Tage oder älter waren. Andererseits wurden vor $19^3/_4$ Tagen bestiftete Zellen leer gefunden, so daß ein Schwankungsbereich der Schlüpfzeit von mindestens 1 Tag beobachtet wurde. Nach den allgemeinen Angaben beträgt er sogar 2 Tage. Bei all diesen Altersbestimmungen sind aber noch folgende Beobachtungen zu erwähnen. Es wurde gesehen, wie die Königin an aufeinanderfolgenden Tagen die gleiche Zelle bestiftete. Außerdem kam es vor, daß sie einfach Eier fallen ließ, wenn sie zeitweise keinen Raum zum Stiften hatte. (Die gleiche Erscheinung wurde an einem fremden Beobachtungskasten mehrere Male gesehen.) Es kann nun vermutet werden — Untersuchungen darüber sind nicht angestellt worden —, daß die Königin in der Not eine Zelle 2mal bestiftete und daß das 2. Ei als Fremdkörper entfernt oder die Zelle ganz gereinigt worden ist, um zum 3. Male bestiftet zu werden. Man findet dann für den 1. aber unwahrscheinlichsten und für den 2. Fall zu alte oder keine, für den 3. Fall zu junge Stadien in den Zellen vor. Ganz unmöglich ist eine Altersbestimmung am Rande der Brutwabe, da bei Wetterwechseln (vor allem Temperaturwechseln) oft ganze Komplexe aufgegeben und später wieder ins Brutnest einbezogen werden können. In solchen Zellen findet man dann ebenfalls keine oder viel zu junge Puppen. Es sei aber nochmals erinnert, daß diese Beobachtungen an einem freistehenden einschichtigen Stock gemacht worden sind, in dem die Bienen nicht unter normalen Verhältnissen leben.

Alle verwendeten Objekte sind in Carnoy fixiert und mit Hämalaun gefärbt worden. Nebenbei wurde zur Fixierung auch Bouin und Petrunkewitsch benutzt und andere Färbungsmethoden probiert, z. B. Giemsa, Poll und Gegenfärbung mit Eosin. Es zeigt sich aber, daß mit Carnoy und Hämalaun genau das gleiche gesehen werden konnte, was andere nur mit spezielleren Methoden bemerkt haben wollen. Die Vakuolen über den Kryptenzellen, die Weil (1935, p. 461) nur mit Hilfe der Azanfärbung darstellen konnte, ließen sich ebenso deutlich mit Hämalaun zu Ansicht bringen. Manche Stoffe, die zwischen dem Darmepithel und der Nahrung liegen, färben sich mit Hämalaun schwach grauviolett. Es sind wahrscheinlich festere oder dichtere Sekrete; denn sie finden sich schon in Puppen, die noch keine Nahrung aufgenommen haben können. Ganz gleiche Färbung zeigt sich aber auch im Vorderteil des Mitteldarms der fertigen Imago. An dieser Stelle findet aber wahrscheinlich keine Resorption statt, wie später gezeigt werden wird, so daß kaum eine Färbung von zur Verdauung vorbereiteten Stoffen vorliegt.

III. Hauptteil.

Ehe ich über meine eigenen Untersuchungen berichte, werde ich ganz kurz die Zeitstufen charakterisieren, in die die Entwicklung der peritrophischen Hüllen aufgeteilt werden kann, und Bau und Funktion der Mitteldarmzellen ebenso kurz darstellen, um so eine übersichtliche Disposition für die spezielle Darstellung zu gewinnen.

Vom 18. Tage bis zum Schlüpfen konnten von der Arbeitsbiene 12 verschiedene Altersstufen dem Stock entnommen werden. Sie ließen sich in 4 physiologische Altersstufen ordnen, wobei die ursprüngliche Reihenfolge nicht für alle Exemplare beibehalten werden konnte. Bei der Abgrenzung der physiologischen Altersstufen läßt sich der persönliche Geschmack des jeweiligen Bearbeiters nicht ganz ausschalten; denn nicht alle Grenzen sind scharf genug und damit die Markierungen persönliche Ansicht. Die Zeitangaben für einzelne Geschehen können bei anderen Untersuchungen, an anderen Orten, mit anderen Völkern im Durchschnitt von meinen abweichen. So hat J. Evenius (1925) für das erste Auftreten von peritrophischen Hüllen andere Zeiten gefunden. Sicher ist nur, daß sich die Perioden, die sich auf die peritrophischen Hüllen beziehen, auf die letzten 1–2 Tage der Zeit zusammendrängen, während der das Bienenwesen in der verdeckelten Zelle ruht. In einer Tabelle (Tab. 3) gebe ich nun die im einzelnen untersuchten Individuenzahlen an. Sie ist gewissermaßen eine Vergrößerung der letzten Spalte der Tab. 2.

Es werden also 5 Perioden unterschieden. Periode I ist die, in der noch keine peritrophischen Hüllen vorhanden sind. In der kurzen Periode II tritt zum ersten Male eine peritrophische Hülle auf, und in der ebenfalls kurzen Periode III sind ungefähr 2—3 Hüllen zu entdecken. Die Periode IV zeigt dann peritrophische Hüllen, wie sie von den Autoren im allgemeinen beschrieben werden. Es sind mehrere Hüllen vorhanden, und es kann ihre Bildung beobachtet werden. Mit dem Schlüpfen tritt eine plötzliche Veränderung im Aussehen ein. Es beginnt die Periode V, die die Imaginalzeit einschließlich Schlüpfen umfaßt.

Die Bildung der peritrophischen Hüllen wird vielfach mit der Tätigkeit und den Lebenserscheinungen der Mitteldarmzellen in Zusammenhang gebracht. Ich denke dabei an Beschreibungen, die zeigen, daß die peritrophischen Hüllen z. B. als apikale Membranen

des Stäbchensaumes — wahrscheinlich ein lebender Teil der Mitteldarmzellen — entstehen. Aus diesem Grunde will ich vorher den allgemeinen Bau dieser Zellen beschreiben.

Die Zellen des Mitteldarms sind mehr oder weniger hohe Zylinderzellen mit einem großen Kern, wie er für Drüsenzellen charakteristisch ist. Es ist eine Eigenart der Insektenmitteldarmzellen, daß die gleiche Zelle in zweierlei Funktion auftritt. Sie ist einmal Drüsenzelle, wenn sie die zur Verdauung notwendigen Sekrete liefert, zum anderen Male dient sie zwischen zwei Sekretionsphasen, während

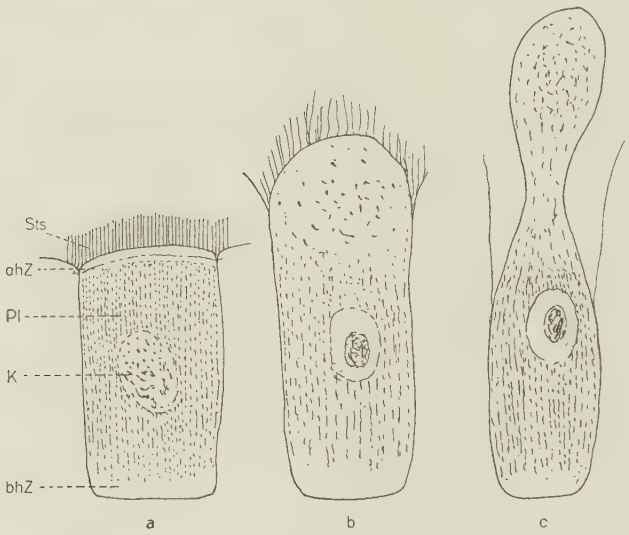

Abb. 5. Die Sekretionsphasen der Mitteldarmzellen der Insekten (schematisch). a „Ruhestadium". b Sekretansammlung am apikalen Ende. c Entlassung der Sekrete (der bei Ap. mell. Arbeiterin übliche Modus). Gm Grenzmembran. Sts Stäbchensaum. ahZ apikale helle Zone. Pl Plasma. K Kern. bhZ basale helle Zone.

des sogenannten Ruhestadiums, nach allem, was bisher bekannt ist, der Resorption.

Im Ruhestadium (Abb. 5 a) ist das Zellplasma von oft recht deutlich streifiger Struktur und mit Kernfarben färbbar. Das Chromatin des Kernes liegt im ganzen Bläschen verteilt. Am apikalen Ende tragen die Zellen einen Saum außerhalb der Zellmembran, der bei den Insekten meist als Stäbchensaum ausgebildet ist. Es sind nicht immer in einer Schnittserie an allen Stellen Stäbchen klar zu erkennen. Unter dem Stäbchensaum liegt oft in einer schmalen aufgehellten Zone des Plasmas eine Reihe von „Basalkörnchen". An

meinen Präparaten war aber in dieser hellen Zone höchstens ein dunkler Streifen zuerkennen (Abb. 29). Der Stäbchensaum kann in sich oder auf sich eine membranartige Schicht tragen (Grenzmembran), von der unten noch bei der Bildung der peritrophischen Hüllen zu sprechen sein wird, deren Zugehörigkeit zur Zelle als Bestandteil derselben mir aber etwas zweifelhaft scheint.

Wenn die Mitteldarmzellen in die Sekretionsphase übergehen, dann entstehen im Zellkörper helle Sekretvakuolen, die größer und größer werden, zusammenfließen und sich am Apex sammeln (Abb. 5 b). Schließlich ist die ganze Zellkuppe von Sekret erfüllt und wölbt sich ballonartig vor, um bald zu platzen und das Sekret zu entlassen. Dabei wird der Stäbchensaum an den Öffnungsstellen beiseite geschoben oder ganz zerstört, je nach der Größe der Öffnungsstelle, oder auch die ganze Zellkuppe abgehoben oder abgeschnürt (Abb. 5 c). Das Chromatingerüst des Kernes ist gewöhnlich während der Sekretion zusammengeballt.

Die Sekretion findet mit verschiedener Stärke statt. Es kann vorkommen, daß beim Ausscheidungsakt die ganze Zelle zerstört wird; sie muß darauf natürlich aus Regenerationskrypten ergänzt werden. Man spricht dann von holokriner Sekretion. Dieser Typ soll bei der Honigbiene vorkommen. Ich selbst habe ihn nur bei Geschlechtstieren beobachtet, die ja noch nie in dieser Beziehung beschrieben worden sind. Werden nur Zellteile zerstört, so daß die Zelle weiterleben und sich aus sich heraus erneuern kann, dann liegt sogenannte merokrine Sekretion vor. Dieser Fall scheint bei *Apis mellifica* L. normal sein. Zur merokrinen Sekretion kann noch der Fall der apokrinen Sekretion gezählt werden. Er wird manchmal auch nicht besonders benannt. Die Zellen entlassen ihre Produkte langsam in geringer „Stromstärke“ und feiner Verteilung, so daß sie dadurch keine sichtbaren Verletzungen erleiden.

Nach diesen Vorbemerkungen wende ich mich nun den eigenen Untersuchungen zu.

A. Die Arbeiterin.

1. Studium der Schnittserien.

Aus leicht einzusehenden Gründen sind alle bisherigen Untersuchungen an der Arbeiterin der Honigbiene vorgenommen worden. Allein das zwingt schon wegen der richtigen Beurteilung der Ergebnisse früherer Arbeiten zu einer gegenüber den Geschlechtstieren bevorzugten Betrachtung der Arbeitsbiene.

Die jüngsten von mir untersuchten Stadien sind die der Periode I. Uns interessiert hier nur ihre obere Grenze, d. h. die Zeit des ersten Auftretens von peritrophischen Hüllen. Sie fällt in die Zeit um die Vollendung des 19. Tages nach Ablage des Eies. Während dieser Zeit ist nirgends eine Hüllenbildung zu beobachten (Abb. 6). Wenn die Puppe rund $18^1/_2$ Tage alt ist, findet der Durchbruch der Valve in den Mitteldarm statt. Es wurde aber auch ein 19 tägiges Exemplar gefunden, bei dem diese Veränderung noch nicht eingetroffen war. Mit dem Durchbruch der Valve tritt sofort der Valventrichter auf, der in der Literatur meist einfach Trichter genannt wird. Diese Gebilde, die wohl als Verlängerung der Valve wirken, sind an ihrem Bau deutlich zu erkennen und unterscheiden sich zumindest bei den Puppenstadien dadurch von den peritrophischen Hüllen in unserem Sinne. Das wird auch von J. EVENIUS (1925, p. 59) bestätigt. In 10 μ starken Schnitten sind es räumlich gesehen aufrechtstehende, zarte und dadurch wohl zerknitterte Bänder (Papierwolle), während die peritrophischen Hüllen meistens durch einfachere, oft derbere Linien und Konturen oder flachliegende glatte Bänder angezeigt werden. Färberisch ist mit Hämalaun kein Unterschied festzustellen. Das Mitteldarmephitel von Puppen, die älter als 18 Tage sind, zeigt immer, wenn auch manchmal nur wenig, Stellen, an denen die Zellen kuppenförmig und vorgewölbt sind, so daß zumindest von $18^1/_4$ Tagen an Sekretion auch schon im Puppendarm vermutet werden kann. Ein Stäbchensaum ist überall, sowohl vor als auch nach Durchbruch der Valve in Übereinstimmung mit J. EVENIUS (1925, p. 58) gefunden worden. Bei ganz jungen, 18—$18^1/_2$ Tage alten Stadien ist jedoch eine Streifung nicht immer klar zu erkennen. Ich glaube aber nicht, daß das mit der Jugend dieser Entwicklungsstufen zusammenhängt; denn auch später findet man Stellen im Stäbchensaum, die nicht gestreift sind. Der Darminhalt besteht aus einer ziemlich gleichmäßig verteilten krümeligen Masse. Um ihre Herkunft zu ergründen, wurde eine Serie von 9, 11, 13, 15, 17 Tage alten Larven bzw. Puppen geschnitten. Es ist danach wahrscheinlich, daß die Masse den Rest

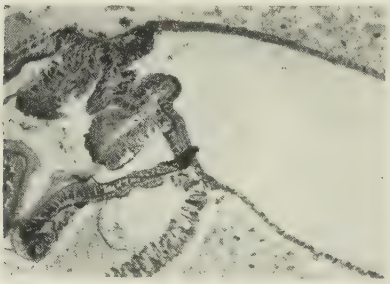

Abb. 6. 18tägiges Stadium (Per. I). Valve noch nicht eingestülpt, noch keine peritrophischen Hüllen. 55 ×.

des Larvendarmes darstellt. Es können aber auch Ausfällungen aus sezernierten Stoffen daran beteiligt sein, denn das Epithel läßt ja auf tätige Sekretion schließen. Sekrete, die sich durch Färbung anzeigen, z. B. gallertige Massen, waren nicht zu entdecken.

Nachdem die Valve schon einige Zeit durchgebrochen ist, treten im Mitteldarm zum ersten Male Dinge auf, die als peritrophische Hüllen angesprochen werden können (Periode II). Es sind membranartige Hüllen. An sich ist es ja unsinnig, von peritrophischen Hüllen zu reden, da ja Nahrung noch gar nicht im Mitteldarm vorhanden ist. Weil es aber, wie aus dem Folgenden mit großer Sicherheit hervorgeht, sich um die gleichen Dinge handelt, die im tätigen Imaginaldarm die Nahrung im Mitteldarm umhüllen, soll keine neue Bezeichnung benutzt werden. Die Individuen, die die Erscheinung zeigten, waren mindestens $19^1/_4$ Tage alt, d. h. die ersten peritrophischen Hüllen traten im Laufe des 20. Tages, rund einen Tag später, als nach Angabe J. Evenius' (1925, p. 59) zu erwarten war.

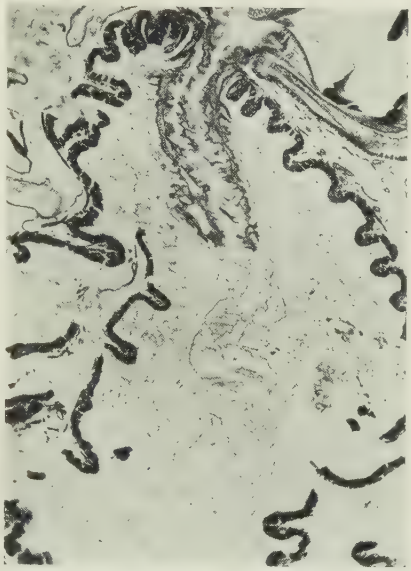

Abb. 7. $19^1/_4$ tägiges Stadium (Per. II). Erste peritrophische Hüllen. 48 ×.

Das Studium von Schnitten aus Bienen dieser Periode gab folgendes Bild. Bei 2 der untersuchten Exemplare kann man zarte Linien erkennen, die der Darmwand ungefähr parallel laufen, d. h. es liegen im Darmschlauch Rohre mit membranöser Wand. In einem Falle gehen sie vom Grunde der Valve aus, hüllen sie ein und sind bis in den Endteil des Mitteldarms zu verfolgen (Abb. 7). Im anderen Falle sind sie nur im Endteil zu finden. Vergleicht man in den Schnittserien die Lage und das Verhalten der Hüllen zu anderen Darmteilen, so kann man sich nicht klar entscheiden, ob diese Gebilde Valventrichter oder peritrophische Hüllen sind. Es besteht aber mehr Wahrscheinlichkeit, daß es peritrophische Hüllen sind; denn in allen anderen Fällen, in vorhergehenden und erst recht in

späteren Entwicklungsstufen, sind diese beiden Dinge typisch ausgebildet und, soweit gleichzeitig vorhanden, klar zu unterscheiden. Ihr Aussehen hier spricht für peritrophische Hüllen. Es ist aber auch möglich, daß die Trichtermembranen zufällig nicht typisch sind und sich dadurch nicht von den Umscheidungen der Nahrung unterscheiden. Manchmal umschließt die Hülle dichtere Stellen des Darminhalts, der im allgemeinen dem der vorigen Periode gleicht.

In einem 3. Falle scheint es, als wenn neben dieser Hülle noch andere vorhanden wären. Bei genauerem Studium erweist es sich aber, daß der Darminhalt, der hier außer den schon erwähnten krümeligen Stoffen auch noch andere Substanzen (schleimige Sekrete?) enthält, beim Fixieren und Aufbereiten der Präparate geschrumpft und von den benachbarten Membranen und Geweben abgerückt worden ist, so daß hierdurch der Eindruck vom Vorhandensein einer zweiten Membran hervorgerufen wird.

Einen Zustand, der dieser Periode entspricht, zeigen auch zwei 20 Tage alte Puppen. Es kann überall nur eine peritrophische Hülle festgestellt werden, die durch den ganzen Mitteldarm geht. Jedoch ist hier ein Unterschied zum Valventrichter festzustellen, der seine charakteristischen Merkmale zeigt. Nach dem, was oben über die Entwicklungsgeschwindigkeit gesagt worden ist, ist es wohl nicht schwer, die Übereinstimmung im Entwicklungsgrad zweier, nach dem Alter so verschiedener Individuen zu erklären, und es brauchen hier keine weiteren Ausführungen darüber gemacht zu werden.

Sekretion ist auch auf dieser Altersstufe zu erkennen und zwar teilweise an einem ganz flachen Epithel, das entweder noch nicht fertig ist oder schon wieder degeneriert ist (Abb. 8, 9). (Die letzte Möglichkeit scheint mir erwähnt werden zu müssen, weil es Insekten gibt, die einen besonderen Puppendarm entwickeln [DEGENER 1904 für *Cybister*], und weil es Fälle gibt, wo dieser nur teilweise wieder abgebaut wird [TIEGS 1922 für *Nasonia*].) An manchen Stellen ist nämlich ein Saum zu erkennen, wie wenn eine Flüssigkeit, die aus dem Epithel ausgeschieden wird, den Darminhalt vor sich hergeschoben hätte (Abb. 8 aS, 9 aS). Diese Erscheinung ist auch schon an jüngeren Stadien beobachtet worden. Neben dieser apokrinen Sekretion läßt sich auch merokrine nachweisen (Abb. 8 mS). Man findet allenthalben rundlich ins Darmlumen vorgetriebene Zellgrenzen.

Die Periode III läßt sich nicht streng von der II. scheiden. Im Aufbau des Epithels ist kein Unterschied festzustellen. Die Zahl der peritrophischen Hüllen ist etwas vermehrt. Es sind ungefähr

2—3 membranartige Hüllen zu erkennen. Ihre Herkunft vom Epithel scheint sicherer, denn es lassen sich Stellen des Epithels finden, die als Bildungsstätten peritrophischer Hüllen gedeutet werden können (Abb. 10, 11, 12). Manchmal waren sogar „Membranen" zu beobachten, „die durch den Stäbchensaum hindurch wanderten" (Abb. 11 SSt, 12SSt). Daß irgendeine Schicht im Stäbchensaum in so großer Ausdehnung in halber Höhe liegt, konnte ich nur hier beobachten. Die beiden Photos geben gut den Grad der Deutlichkeit der Erscheinung in den Präparaten wieder (siehe auch S. 152).

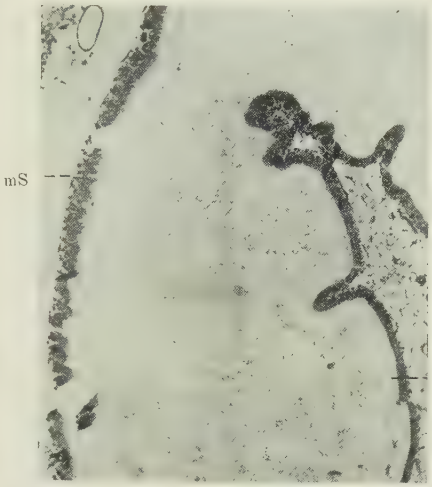

Abb. 8. $19^1/_4$ tägiges Stadium (Per. II). aS apokrine Sekretion. mS merokrine Sekretion. 48 ×.

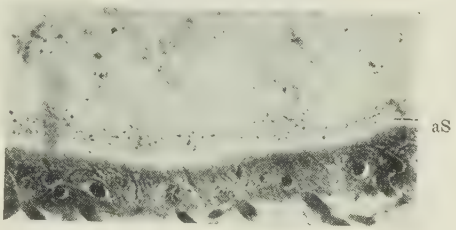

Abb. 9. Wie Abb. 8. 296 ×.

Es ist möglich, daß die Struktur der Gewebe gegen die der jüngeren Periode II verändert ist, denn die Präparate ließen sich wesentlich besser schneiden als die der Periode II, die immer außerordentlich brüchig waren, so daß keine unbeschädigten Schnitte hergestellt werden konnten. Das Alter der Puppen der Periode III war $19^1/_2$ Tage. Die Sekretion ist fast immer apokrin. Anzeichen merokriner Sekretion sind selten. In den Zellkernen ist das Chromatin fast immer zusammengeballt. In einem Falle nur ist es im ganzen Bläschen verteilt.

Während in den vorhergehenden Perioden von peritrophischen Hüllen nur insofern gesprochen werden konnte, als eben Hüllen als konzentrische Schläuche zum Darmrohr vorhanden waren und ihre Beziehungen zum Epithel nur mehr geahnt werden konnten, werden mit Eintritt der Periode IV zum ersten Male Dinge beobachtet, die deutlich Beziehungen zum Gewebe der Darmwand aufweisen und dadurch viel eher an das gemahnen, was von den Autoren mit

„peritrophische Membran" bezeichnet worden ist. Es läßt sich nun auch sofort die Verschiedenheit der Bilder erkennen, die zu der unterschiedlichen Annahme über die Entstehung bei den einzelnen Autoren geführt haben mag. Teils scheint der Stäbchensaum an der Bildung beteiligt, teils nicht; teilweise scheinen die peritrophischen Hüllen gebildet zu werden, ohne daß ein Stäbchensaum vorhanden ist.

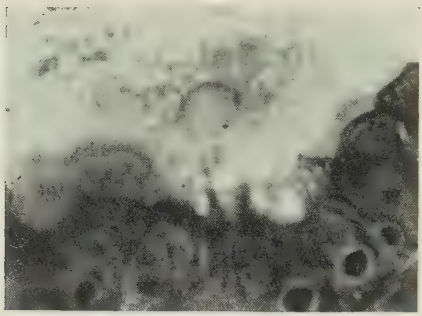

Abb. 10. $19^1/_2$ tägiges Stadium (Per. III). Merokrine Sekretion mit Absprengen der Zellmembran. 617×.

Zuerst soll festgestellt werden, daß auch in dieser Periode fast immer ein Rhabdorium da ist, wenn auch manchmal nur in Resten.

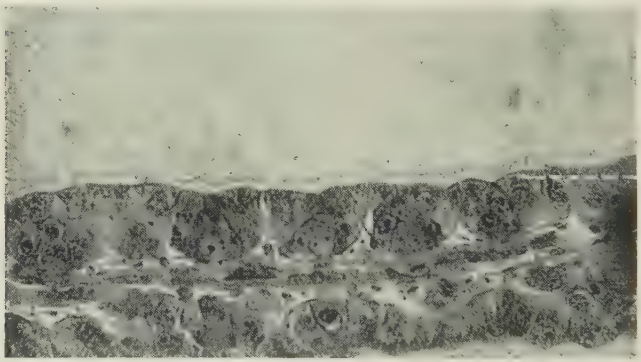

Abb. 11. $19^1/_2$ tägiges Stadium (Per. III). SSt Schicht im Stäbchensaum. Es ist fraglich, ob daraus peritrophische Hülle werden kann. 290×.

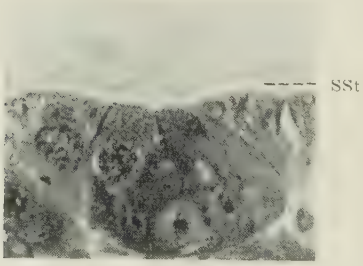

Abb. 12. Wie Abb. 11. 660×.

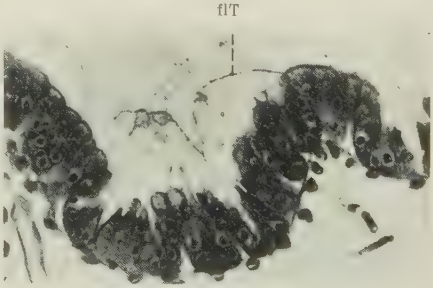

Abb. 13. $19^3/_4$ tägiges Stadium (Per. IV). Peritrophische Hülle durch merokrine Sekretion abgehoben. flT flockige Teilchen auf einer membranartigen peritrophischen Hülle. 193×.

Hin und wieder ist keine Streifung zu erkennen. Oft findet man ganze Strecken des Epithels, auf denen die Zellen flach sind, keine Grenzen zu haben scheinen und stark Farbe angenommen haben (Abb. 14). Es ist im Rahmen dieser Arbeit nicht zu entscheiden, ob es sich um degenerierte Zellen oder um ein Epithel handelt, das noch nicht fertig ausgebildet worden ist. Beides ist meines Erachtens in Betracht zu ziehen, da einerseits schon auf jüngeren Stufen Sekretion sicher festgestellt worden ist, andererseits es sich aber um Altersstufen handelt, bei denen die Organe und Gewebe teilweise den Zustand noch nicht erreicht haben, den ihre normale Funktion erfordert. An Zellen, die in voller Sekretion und infolgedessen an ihrem apikalen Ende stark zerfetzt sind, ist natürlich kein Stäbchensaum vorhanden.

Betrachtet man Periode II und III allein, so mögen Bedenken auftreten, die Erscheinungen dieser Zeit als peritrophische Membranen im Sinne der Autoren zu bezeichnen und gar in bestimmten Erscheinungen Entstehungsbilder solcher peritrophischer Hüllen zu sehen. Wenn man aber die Gesamtvorgänge im Mitteldarm während der Zeitspanne vor dem Schlüpfen der Imago betrachtet und bedenkt, daß die Bilder der Periode IV deutlich Gebilde erkennen lassen, die den üblichen Berichten entsprechen, dann läßt sich mit einiger Sicherheit vermuten, daß die Erscheinungen in den beiden vorhergehenden Zeitabschnitten Vorstufen zur Periode IV sind, und daß wir in den Geschehnissen der Zeit kurz vor dem Auslaufen der jungen Biene ein allmähliches Entstehen derjenigen peritrophischen Hüllen finden, die im Darm der Imago vorhanden sind.

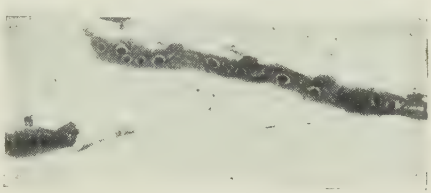

Abb. 14. 20tägiges Stadium (Per. IV). Bruchstelle an degeneriertem oder unfertigem Epithel. Sie zeigt, daß auf dem Stäbchensaum eine festere Membran liegt. 193 ×.

Peritrophische Hüllen treten nun in den verschiedensten Formen auf, immer aber so, daß sie zum Typ membranartiger Hüllen gezählt werden müssen.

Der einfachste Fall ist wohl der, daß lamellöse Gebilde im Mitteldarm vorhanden sind, die sich im Schnitt als einfache Linien darstellen. Teilweise liegen sie frei im Lumen, teilweise sind sie mit dem Stäbchensaum verquickt. Sie liegen ihm dann allermeist auf oder sind zumindest in seiner obersten Schicht enthalten (Abb. 18, 19). Wir haben es dann wohl mit membranartigen Dingen zu tun im Sinne Trappmanns (1923), wie sie z. B. auch von Weil

(1935) angegeben werden. Diese „Grenzmembranen“ sind offenbar fester als der Stäbchensaum. An zerrissenen Stücken ist das festzustellen (Abb. 14). v. Dehn (1933, p. 88) beschreibt, wie diese Membranen das Rhabdorium durchwandern, während sie von hinten nach vorn vom Epithel abgehoben werden. Sie bringt entsprechende Abbildungen. (Auf diese Abhebungsrichtung komme ich unten S. 174 zurück.) Solche Bilder, die die peritrophischen Hüllen teils innerhalb, teils außerhalb des Stäbchensaumes zeigen, habe ich trotz Suchens nie klar finden können, sondern nur Stellen, wo diese Grenzmembranen entweder den Zellköpfen direkt oder dem Stäbchensaum aufliegen, wenn Zellen verschieden hoch aus der Oberfläche des Epithels hervorragen (Abb. 16 Gm, 19 Gm). Die Darstellung in v. Dehns Cloeonfigur läßt ja meines Erachtens auch eher vermuten, daß irgendeine Grenzschicht zwischen zwei Stäbchensäumen vorliegt, die vielleicht schnell hintereinander gebildet worden sind. Man müßte sich dann aber den Stäbchensaum als eine sekretartige Bildung vorstellen, wie das bei Weil etwas unklar zum Ausdruck kommt. Ob der dichtere undeutliche Streifen innerhalb des Rhabdoriums in meiner Abb. 12 (vgl. S. 150) (SSt) Membran im Sinne peritrophischer Hüllen ist, scheint mir recht fraglich. Die membranartigen Hüllen habe ich selten glatt gefunden, wenn sie frei im Lumen lagen; sie waren oft mit flockigen, stark gefärbten Teilchen besetzt (Abb. 13 flT, 18 flT), die aber offenbar etwas anderes sind als die Reste der Stäbchen des durch die Sekretion zerstörten Stäbchensaumes in Trappmanns Abbildung, denn es gelang mir, wenn auch selten und sehr undeutlich, solche Dinge bei erst wenig abgehobenen Hüllen zu entdecken (Abb. 23). Photographisch ließen sie sich nicht zur Darstellung bringen.

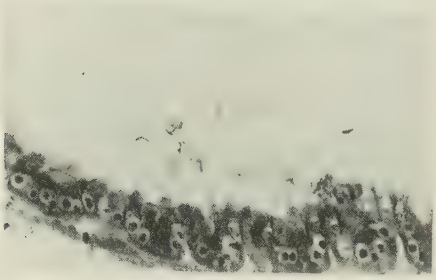

Abb. 15. 20tägiges Stadium (Per. IV). Bildung schaumartiger Massen. 193×.

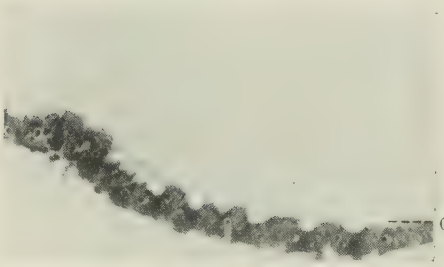

Abb. 16. 20tägiges Stadium (Per. IV). Schaumartige Massen im Mitteldarmlumen und merokrine Sekretion. Gm Grenzmembran. 117×.

Manchmal ist das Darmlumen mit Massen gefüllt, die wie ein Schaum aussehen (Abb. 15, 16). Die „Schaumkammern" sind etwas in die Länge gezogen in Richtung der Darmachse, so daß man annehmen kann, die Erscheinung ist eine Folge davon, daß viele membranartige Dinge nacheinander gebildet worden sind, die an vielen Stellen noch zusammenkleben. Von der Bildungsweise gibt Abb. 15 eine Anschauung und Abb. 16 ist vielleicht ein Beispiel für Fälle, die Übergänge von den oben gezeigten Zusammenhängen zwischen Epithel und peritrophischen Hüllen zu den eben beschriebenen bilden.

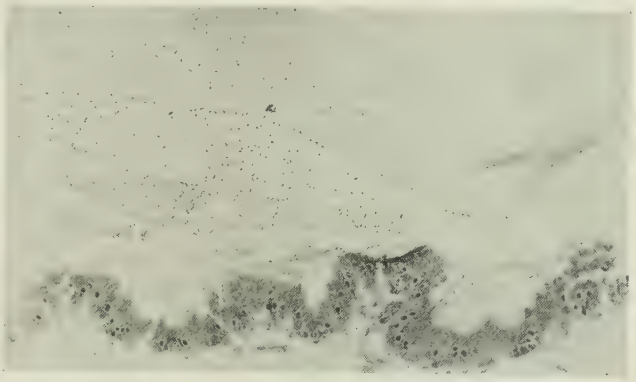

Abb. 17. 20 tägiges Stadium (Per. IV). Körnchenschichten. 175 ×.

Vielfach findet man in den Schnitten dieser Periode eine Zeichnung, die bei flüchtiger Betrachtung eine Serie von konzentrischen Schläuchen aus zarten Membranen erkennen läßt. Wendet man aber stärkere Vergrößerungen an, dann stellt sich heraus, daß diese Linien keine Schnitte durch gleichmäßige Membranen, sondern flächenhafte Anordnungen einzelner Körnchen sind (Abb. 17). Die Körnchen färben sich mit Hämalaun stark dunkel. Es ergibt sich im Raum ein Bild, wie es ein Blätterteig darstellen würde, nur wären die Größenverhältnisse zwischen den Körnchen und den Zwischenschichten anders als bei den Mehlstäubchen und den Teigschichten.

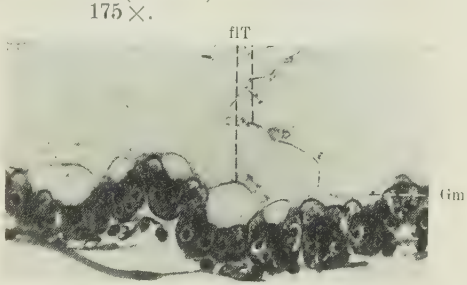

Abb. 18. 19¾ tägiges Stadium (Per. IV). Abhebung eines Grenzsaumes. Gm Grenzsaum. flT flockige Teilchen auf der peritrophischen Hülle. 193 ×.

Bei den Perioden II—IV kann man einen allmählichen Übergang von II zu IV feststellen. Mit dem Zeitpunkt des Schlüpfens ist das Aussehen des Darmepithels aber plötzlich stärker geändert. Wir finden nicht mehr ein scheinbar leeres Lumen — abgesehen

von den Larvendarmresten —, in dem einige membranöse Hüllen liegen, sondern Massen von lamellösen Elementen, zwischen denen färbbare gallertige Schichten liegen, die sich schichtweise verschieden stark färben können (Abb. 20, 21, 22). Bei der schlüpfenden Biene zeigt der Darminhalt im einzelnen folgenden Aufbau. Außen liegen krümelige Massen (Abb. 20 kM). Sie sind durch Stränge von schleimigem Aussehen vom Epithel getrennt (Abb. 20 schlM). Diese „schleimigen Massen" sind besonders in den Falten der Darmwand und vor allem vorn gut zu erkennen. Die inneren Massen (Abb. 20 iM) sehen aus, als wenn sie aus vielen zerknitterten Membranen bestehen. Die äußerste ist besonders derb. Nach innen und manchmal auch nach hinten (Abb. 20) werden die Membranen feiner und verschwinden mehr in der Grundmasse. Ihre Färbung kann zur Achse hin stufenweise intensiver werden (Abb. 22). Am Anfang umschließt die derbe Membran noch Teile von krümeligen Massen, die hier wohl Ausfällungen aus Sekreten sind. Zum Ende hin legt sie sich den Epithelzellen auf (Abb. 20) (vgl. auch unten S. 174). Z. T. tragen die apikalen Enden der Zellen einen Saum von gallertigem Aussehen, der ein „Stäbchensaum ohne Stäbchen" sein könnte. Die Membranen der Valve, der Valventrichter (Abb. 20 T), sind wieder ganz typisch. Die äußere Membran der Valve gleicht der inneren, nur ist sie wahrscheinlich durch die Behandlung der Objekte mit den Einbettungsmitteln usw. oder durch starke Sekretion vom Valventrichter abgehoben worden und liegt dicht am übrigen Darminhalt.

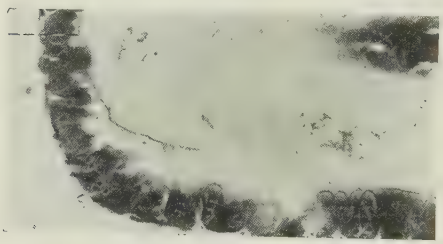

Abb. 19. $20^1/_2$ tägiges Stadium (Per. IV). Gm Grenzmembran teils auf dem Stäbchensaum, teils unmittelbar auf der Zellmembran, teils frei. 117 ×.

Die Bienen wurden beim Auslaufen aus den Zellen fixiert, gerade wenn sie den Zelldeckel durchnagt hatten. Da der Darminhalt sich stark von dem der noch in der „Puppenwiege" ruhenden Wesen in der beschriebenen Weise unterscheidet, ist anzunehmen, daß in letzter Minute, also kurz vor dem Auslaufen oder noch während dieses Geschehens, eine Umstellung im Verdauungstrakt stattfindet.

Die derbe Hülle, die die Hauptmasse des Darminhalts umgibt und aussieht, als wenn sie durch Zusammendrängen der äußeren

Schichten entstanden ist, ist wahrscheinlich eine Art apikale Membran des Stäbchensaumes bzw. der Zelloberflächen. Einzelne Stellen, an denen sie dem Epithel noch teilweise aufliegt, können nur so gedeutet werden (Abb. 21). Das Wort „apikale Membran des Stäbchensaumes" soll natürlich nur etwas über den Ort der Lage aussagen.

Im Gebiet der vorderen Mitteldarmfalten finden wahrscheinlich andere Vorgänge statt als im folgenden Mitteldarmabschnitt. Der gesamte Charakter der beiden Teile ist jedenfalls recht verschieden, wenn auch am Epithel selbst kaum irgendwelche Unterschiede gefunden werden können. Eine Betrachtung der Photos ist wohl überzeugender als Worte (Abb. 20). Ich möchte dazu berichten, daß ich selbst auf diese Verschiedenheit zuerst durch Vergleich der Abbildungen anderer Autoren gekommen bin und verweise z. B. auf die Darstellungen Trappmanns und Wigglesworth'.

Auch auf dieser Entwicklungsstufe können im Endteil des Mitteldarms Hohlräume über den Krypten gefunden werden, die wie

Nebenstehend:

Abb. 20. Arbeiterin schlüpfend (Per. V). RS Ringsehnenfalte. T Trichter. iM innere Massen. 3 in Abb. 24. schlM schleimige Massen. kM krümelige Massen. schlM u. kM 1 in Abb. 24. 40×. [Der Mitteldarm enthält noch keine Nahrung.]

Sekretbehälter aussehen und nach Angabe WEILS (1935) auch Sekrete enthalten. Es ist ja anders kaum zu erklären, als daß diese Vakuolen durch Sekrete gefüllt werden, die durch ihre Wände dringen. Solche Hohlräume werden auch von GRELL (1938, p. 60—61) bei *Panorpa* beschrieben und abgebildet, der übrigens auch Hämalaun als Färbemittel anwendet, und BUGNION (1921, p. 498) berichtet, daß der Mitteldarm von *Xylocopa violacea* L. aus dichtgedrängten tubulösen Drüsen besteht, welche mit Sekretvakuolen versehen und am unteren Ende mit kleinen Ersatzzellen gefüllt sind. Die dazugehörige Abb. 62 zeigt in diesen „Drüsenschläuchen" ganze Ketten von solchen Vakuolen. Eine Anzahl dieser Hohlräume in meinen Präparaten ist nach dem Darmlumen geöffnet, wie es Abb. 23 darstellt, die nach einem etwas jüngeren Altersstadium angefertigt ist. Ein Stäbchensaum ist in den Krypten von mir nicht beobachtet worden. Doch ist es nicht ausgeschlossen, daß gelegentlich solche Erscheinungen zu sehen sind. Es ist leicht möglich, daß hier bestimmte Situationen aus Vorgängen festgehalten worden sind, bei denen Ersatzzellen ins Epithel nachrücken und dabei schon vor ihrer endgültigen Entfaltung mit ihrer bestimmungsgemäßen Tätigkeit begonnen haben. Analoge Geschehen sind z. B. schon von RENGEL (1898) und von RUNGIUS (1911) für Käfer beschrieben worden.

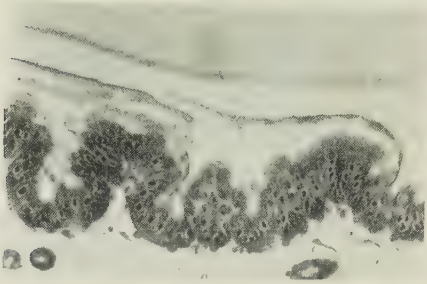

Abb. 21. Arbeiterin schlüpfend (Per. V). Peritrophische Hüllen, die sich vom Epithel lösen. 193 ×.

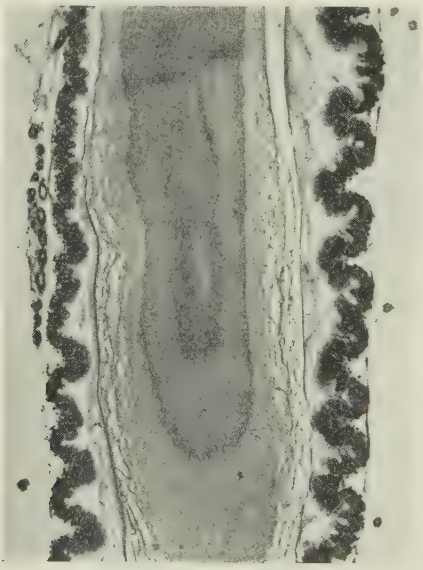

Abb. 22. Arbeiterin schlüpfend (Per. V). Schichtung der peritrophischen Hüllen, zerknüllte membranartige Hüllen in schleimiger Grundmasse. 48 ×. [Der Mitteldarm enthält noch keine Nahrung.]

Bei einem Exemplar hat der Verschlußpfropf zwischen End- und Mitteldarm noch die ursprüngliche Lage, während er bei zwei anderen bereits in den Enddarm geglitten ist. Das erinnert daran, daß die Entwicklungsstufe der einzelnen Organe bzw. Zustände in den einzelnen Individuen verschieden sein kann, eine Tatsache, die unter Tierzüchtern bekannt ist, und auf die oben schon einmal eingegangen worden ist.

Um die Zeit des Auslaufens herum wird also die Trennung zwischen Mittel- und Hinterdarm bei der Biene aufgehoben. Daraus ergeben sich folgende zeitliche Beziehungen der peritrophischen Hüllen zum noch geschlossenen Puppen- bzw. Imaginaldarm. Die ersten peritrophischen Hüllen treten auf, nachdem die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm hergestellt worden ist. Die Verbindung zwischen Mittel- und Hinterdarm findet zu einer Zeit statt, in der schon längst peritrophische Hüllen im Darm vorhanden sind. Gleichzeitig mit diesem Ereignis tritt aber eine wesentliche Änderung im Aussehen und damit sicher auch im Wesen der Nahrungsscheiden ein.

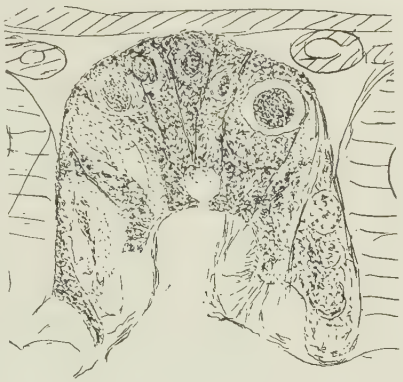

Abb. 23. $20^1/_2$ tägiges Stadium (Per. IV). Krypte mit geöffnetem Sekretbehälter (Entfaltungsstadium ?). Gezeichnet bei 1261 ×.

Von der Imago der Arbeitsbiene sind Stadien von 4 zu 4 Tagen untersucht worden. Es ließ sich aber kein Unterschied im Bau der peritrophischen Hüllen feststellen. Ich kann auch kein Zunehmen der Anzahl der peritrophischen Hüllen mit dem Alter erkennen, wie es z. B. von v. Dehn (1933, p. 90) angegeben wird. Ein Vergleich ließ erkennen, daß der Darm der auslaufenden Biene schon ziemlich fertig ist (Abb. 20). Es fehlt nur die Nahrung, die hauptsächlich durch einen Ballen von Pollen im Endteil des Mitteldarms dargestellt wird. Die beiden großen Abschnitte, die sich fast regelmäßig erkennen lassen, werden durch die Lage der Nahrung noch deutlicher. Bei dem 1. Teil bildet die Darmwand immer starke Falten, der 2. Teil ist oft nicht gefaltet. Das Epithel zeigt auf Schnitten ein „zottiges“ Aussehen. In der Literatur wird auch manchmal von

Darmzotten gesprochen. In den Tiefen zwischen den „Zotten" liegen die Krypten. Tangentialschnitte klären aber darüber auf, daß die Darmwand nicht mit Zotten besetzt ist, sondern netzartige Erhabenheiten trägt, also wie die Matrize zu einem Zottenepithel aussieht. Rein förmlich ist auch das eine Vergrößerung der Darmwandoberfläche. Ich glaube aber nicht, daß das auch physiologisch der Fall ist, sondern möchte eher annehmen, daß diese Form sich aus der Eigenschaft des Epithels ableitet, aus Krypten ergänzt zu werden. Eine Vergrößerung der Oberfläche bilden die Ringfalten des Vorderteils. Es müssen also streng unterschieden werden: die Ringfalten und die Vertiefungen, in denen die Krypten sitzen. An Abb. 20 u. 25 ist auch klar zu sehen, wie das mit Kryptenlöchern versehene Epithel Ringfalten bildet. Diese Unterscheidung ist schon von ZANDER gemacht worden (1922 a, p. 110). Ich erwähne sie nur deshalb so eingehend, weil später bei ARMBRUSTER (1931, p. 508) beide Dinge nicht klar genug unterschieden werden und auch BORCHERT 1937, p. 97) berichtet, daß das Epithel gefaltet ist und in den Faltentiefen die Regenerationskrypten liegen. In meinen Schnitten ist der hintere Teil des Mitteldarms nie gefaltet. Das ist Zufall, denn bei makroskopischen Untersuchungen fand ich eine ganze Anzahl vollkommen gefalteter Därme (vgl. unten). Manchmal sind die Zellen des letzten Abschnittes etwas schlanker und zarter gefärbt. Die Zellkuppen sind meist hellköpfig und deuten auf Sekretion hin. In den überwiegenden Fällen ist das Chromation der Kerne zusammengeballt. Nur in älteren Stadien, die bestimmt schon Feldbienen waren, werden Kerne gefunden, die ein deutliches Kerngerüst zeigen. Diese Exemplare waren aber mit *Nosema* infiziert. In diesem Zustand sind die Funktionen im Mitteldarm nicht mehr normal und können infolgedessen hier nicht mehr beachtet werden (vgl. BORCHERT, 1937, p. 107). Überall ist ein Stäbchensaum festzustellen; in den meisten Fällen ist er aber nur schwach und mit der ersten Sekretschicht verquickt. Über den Krypten werden öfter Sekretansammlungen beobachtet, wie sie schon vorher an jüngeren Stadien zu sehen waren. Der Valvenbehang ist bei den Imagines in den Schnitten im allgemeinen länger als bei Puppen und auslaufenden Bienen.

Der Darminhalt besteht aus Nahrung und peritrophischen Hüllen, in unserm Falle aus membranartigen und aus sekretartigen Hüllen. Die Nahrung ist ein Ballen von Pollen und noch mehr Pollentrümmern. Er liegt im Endteil des Mitteldarmes oder ist schon in

den Enddarm gerutscht. Das Studium der Schnitte brachte mich zu der Überzeugung, daß Sekrete und Membranen zumindest sehr enge Beziehungen zueinander haben. Sie werden daher gemeinsam behandelt werden. Die Membranen der Valve haben auch hier einen ganz anderen Charakter als die peritrophischen Hüllen.

Alle hier zu betrachtenden Nahrungsscheiden haben enge Beziehungen zu den Vorgängen im Mitteldarm und sind wahrscheinlich gar keine Bildungen mit eigener Bedeutung. Ich will für die Beschreibung einen Fall zugrunde legen, wie er bei einer vor 8 Tagen geschlüpften Biene gefunden worden ist und auch allgemein zu beobachten ist (Abb. 24). Es können außer der Nahrung 3 verschiedene Schichten im Darmlumen unterschieden werden: 1. Dem Epithel liegt unmittelbar eine feinkörnige Schicht auf, die den Stäbchensaum enthält. Er ist teilweise erhalten und geht oft fast unmerklich sowohl in seitlicher als auch in apikaler Richtung in die erwähnte Schicht über. Wo er fehlt, ist manchmal die Zellgrenze aufgelöst, so daß der Zellinhalt in diesem Falle in die Schicht „1" übergeht und es den Anschein hat, als ob Stäbchensaum und diese Schicht nur Formen ein und derselben Sache wären (Abb. 24, 1). 2. Im Bereich der Nahrungsmassen geht diese Lage in eine Reihe von Schichten über, die im einzelnen von sehr geringer Mächtigkeit sind. Sie können dem Aussehen in den Schnitten nach gallertig oder gelig sein und scheinen durch Membranen getrennt zu werden. Starke Vergrößerung zeigt hier Körnchen oder kleinste faserige Fetzen; allerdings sind diesmal die Körnchen dicht gedrängt und lassen sich sichtbar nicht trennen. Es ist aber bestimmt

Abb. 24. Arbeiterin 8 Tage geschlüpft (Per. V). Schichtung der peritrophischen Hüllen. Ep Epithel. 1, 2, 3 Schicht 1, 2, 3. N Nahrung. Gezeichnet bei 744 ×.

keine glatte, scharfe Zeichnung zu erkennen, die eine Voraussetzung für Membranen im landläufigen Sinne wäre. Manchmal lösen sich die gallertigen Schichten wie gekochte Fischmuskulatur voneinander, ohne daß membranartige Hüllen dazwischen zu finden sind. Das Fehlen dieser Schichten an solchen Stellen erklärt sich ebenfalls leichter, wenn man annimmt, daß sie aus in Flächen angeordneten diskreten Teilchen bestehen (Abb. 24, 2). 3. Schließlich folgt auf diese Schicht eine neue, eine Schicht. die beim Nachinnenrücken aus der 2. entstanden sein kann. Sie ist gröber und sieht aus, als wenn sie aus zerknüllten ganz feinen Membranen besteht (Abb. 24, 3). Diese 3 Schichten umhüllen die Nahrungsmassen.

Die Ausdrücke gallertig und gelig, die bisher gebraucht worden sind und auch weiter gebraucht werden sollen, müßten eigentlich in Anführungsstrichen geschrieben werden: sie sollen vorläufig nur Ausdruck für eine bestimmte Struktur in den Schnittbildern sein.

Die eben beschriebene 3fache Schichtenfolge ist im Endteil des Mitteldarms zu beobachten. Im Vorderteil sind nur Schicht 1 und 3 vorhanden. Die Grenze zwischen den beiden Schichtenfolgen fällt ungefähr mit der der beiden oben beschriebenen Mitteldarmabschnitte zusammen. Die Schicht 3 unterscheidet sich noch in geringerem Maße in beiden Teilen, indem sie am Ende etwas homogener erscheint, die zerknüllten Membranen in der Grundmasse mehr verschwinden und sich ihr ähnlicher färben. Es sieht aus, als wenn sie darin aufquellten. Die lange Nahrungswurst reicht bis in den Enddarm. Schon vorher wird ihre Umhüllung immer gleichmäßiger, immer weniger gefärbt und immer dünner.

Die Schicht 2 fällt bei manchen anderen der untersuchten Exemplare weg. Eine nähere Begründung kann ich nicht geben. Die Verschiedenheit in der Schicht 3 bleibt aber erhalten. Die Lage des Nahrungsballen im Endteil des Mitteldarms, die Ungleichheit im Epithel und in den Schichten der sekrethaltigen Hüllen sind wahrscheinlich voneinander abhängig.

Die zerknüllten Membranen der Schicht 3 können sich gegen das Ende hin glätten, parallel zur Darmachse ausrichten. Die Grenzschicht zwischen Schicht 1 und 3 ist ebenfalls oft zur Darmwand parallelfaserig. Exemplare, die mit *Nosema* infiziert sind, haben oft Zellköpfe, die sich wie bei Sekretion lösen. Das kann wirklich ein Zeichen von Sekretion sein, aber auch durch den pathologischen Zustand erfolgen. Das ist hier nicht entschieden worden. Die Bemerkung wurde nur gemacht, weil bei ganz leichten Infek-

tionen der Zustand des Epithels sicher leicht verkannt werden kann, besonders wenn es sich um weniger bekannte Insekten handelt als die Honigbiene, bei denen Krankheiten kaum oder gar nicht bekannt sind. Da ist es leicht möglich, daß irgendwelche Entwicklungsformen von Parasiten, falls es sehr kleine Formen sind, für normale Zellteile gehalten werden können.

2. Beobachtungen am überlebenden Darm.

Zum Vergleich und um das Gelingen der Schnitte, d. h. um den Grad ihrer Naturähnlichkeit zu beurteilen, wurden Untersuchungen am überlebenden Darm angestellt. Die Bienen wurden durch Zerdrücken des Kopfes und Brustabschnittes getötet. Nachdem die Hinterleibsspitze abgeschnitten und der Hinterleib vom Thorax getrennt worden war, wurde der Darmkanal herausgezogen, im Wachsbecken aufgesteckt und der Mitteldarm unter Wasser aufgeschlitzt. Die Darmwand wölbt sich dann meist entgegengesetzt ihrer normalen Krümmung, sie rollt sich nach unten auf, so daß der Darminhalt leicht herausgehoben und mit einem Objektträger aus dem Wasser gefischt werden konnte, um unter dem Mikroskop näher betrachtet zu werden. Vorn hing er an der Valve. Sie wurde durch einen Scherenschnitt vom Darmepithel getrennt. Der Darminhalt blieb dadurch mit der Valve und der Honigblase in Zusammenhang.

Der Darminhalt war nach seiner äußeren Erscheinung eine gelige Masse von mehr oder weniger fließender Konsistenz. Er war vorn auf die Valve gezogen. Hinten enthielt er den Nahrungsballen. In der Nähe der Valve war die Inhaltsmasse meist schwach gefärbt und nahm zum Ende hin, um den Pollenballen herum, zu bräunlichgelb bis braun zu, ähnlich der Farbe der Gallerte an gekochtem Rindfleisch. Beim Aufschlitzen des Darmes zerfloß die äußere Schicht, und das Vorderende löste sich öfter ganz auf. Die Festigkeit nahm von vorn nach hinten zu. Hin und wieder zerfloß auch der ganze Darminhalt bis auf die Pollenmasse. Membranen wurden fast immer festgestellt. Biedermann (1898, p. 130) beschreibt ein ähnliches Verhalten für die Larve von *Tenebrio*. Ich bin mir aber bewußt, daß es sich hier um wesentlich andere Tiere handelt und deshalb ein Vergleich als Stütze meines Befundes recht fraglich ist. Im Vorderteil erscheinen die Membranen als eine Menge zerknüllter Häute oder fehlen. Im Endabschnitt waren um den Nahrungsballen herum ungefähr 2—4 Häute zu erkennen, die fester waren, ohne dabei aber wesentlich derber zu sein. Sie waren durch Schichten bräun-

lichen Darminhalts getrennt. Die Färbung der Inhalts-(Sekret-) massen nahm nach innen stufenweise an Intensität zu. Die Beobachtungen an dem überlebenden Mitteldarm ließen mit großer Wahrscheinlichkeit den gleichen Aufbau erkennen, der schon aus der Betrachtung der Schnitte hervorging.

Es ist auffällig, daß die Nahrung im Mitteldarminhalt so ausschließlich im Analteil des Mitteldarms zu finden ist. Das macht den Eindruck, als wenn die einzelnen Nahrungsteilchen sofort nach hinten gleiten würden. Vergleicht man damit die Ergebnisse von speziell auf die Durchgangszeiten eingestellten Versuchen, wie man sie z. B. bei ARMBRUSTER zusammenfassend (1931, p. 515) und später bei LANGER (1936) mit ganz modernen Methoden dargestellt findet, so mag es auf den ersten Blick verwunderlich erscheinen, denn es werden doch recht lange Zeiten angegeben, während denen die Nahrung auch vorn im Mitteldarm weilt. Es ist aber wohl so, daß hier die Nahrung viel lockerer liegt als am Ende. Die nach WHITECOMB und WILSON angefertigten Zeichnungen bei ARMBRUSTER und, viel beweiskräftiger, die Röntgenphotos von LANGER von mit Kontrastbrei gefütterten Bienen zeigen das deutlich. Bei einigen ähnlichen Aufnahmen, die von BETTS besprochen worden sind, ist die Erscheinung allerdings weniger auffallend (BETTS, 1935). Für diese Lagerung der Nahrung scheint mir eine spätere Erklärung notwendig.

Je nach der Gesamtfestigkeit haftet der Darminhalt mehr oder weniger in den Darmfalten, die oft nur in den vorderen zwei Dritteln festzustellen waren. Manchmal lagen im ganzen Darminhalt losgelöste Zellköpfe. Es konnte aber kein Zusammenhang zum Auftreten der Membranen erkannt werden. Ein Quellen der peritrophischen Hüllen, wie es manchmal angegeben wird, war nicht zu sehen — PETERSEN (1912, p. 135) z. B. stellt fest, daß die peritrophischen Membranen in destilliertem Wasser unlöslich seien und dort sogar ihre Konsistenz vermehren —, sondern nur ein „Lösen" oder Aufschwemmen der Bestandteile zwischen den Membranen. Es sah aus, als wenn zwei Flüssigkeiten, das Wasser und die Stoffe des Darminhalts, ineinanderflössen. Nach diesen Beobachtungen können wir die Anführungsstriche, in die wir in Gedanken die Bezeichnungen gallertig und gelig gestellt haben, aufheben.

Der Behang der Valve hing merkwürdigerweise nicht in den Mitteldarm hinein, sondern war zu einem kleinen Kegel zusammengedrückt, der auf dem Valvenende wie ein zu kleines Hütchen flach

aufsaß. Er ließ sich aber mit Nadeln oder wenn die Valve gewaltsam aus dem Mitteldarm herausgezogen wurde, leicht auseinanderziehen. In Schnittpräparaten ist diese Gestalt nie beobachtet worden.

Die Untersuchungen erweisen also, daß tatsächlich membranartige peritrophische Hüllen da sind, zwischen denen, als ein weiteres Hüllensystem, gelige, schleimartige Schichten liegen. Die Tatsache, daß in den Schnitten oft keine „homogenen" Membranen, sondern Schichten getrennter Teilchen gefunden werden, ist vielleicht durch die Annahme zu erklären, daß die geligen Massen, die sicher irgendwelche Sekrete sind, in Stößen abgeschieden werden, ohne daß jedesmal auch eine membranartige Hülle gebildet wird. Die Schichten diskreter Partikel könnte man sich dann als irgendwie abgesetzte fremdkörperartige Teilchen — möglicherweise mit Exkretcharakter – vorstellen. Das ist natürlich eine Vermutung. Ein exakter Nachweis ihrer Natur ist mit den angewandten und bisher üblichen Mitteln nicht zu erbringen.

In einem kleinen Anhang zu diesem Abschnitt möchte ich einige Bemerkungen zu der schon erwähnten Ringfaltung des Bienenmitteldarms machen.

Die Ringfaltung erfaßt oft nicht den ganzen Mitteldarm, sondern fällt manchmal in analen Teilen aus. Längsschnitte zeigen bei den Imagines aller Bienenwesen, daß nicht die außen liegende Längsmuskulatur, sondern nur die Ringmuskulatur an der Faltung teilnimmt. Dieser Aufbau würde sich mit peristaltischen Bewegungen vereinen lassen. Viel weniger paßt dazu die merkwürdige Tatsache, daß die Ringelung manchmal an verschiedenen Seiten verschieden weit nach hinten reicht, daß in andern Fällen hin und wieder der Darm seitlich über das ganze Gebiet von 2 oder 3 Ringfalten blasig aufgetrieben ist [1]) und daß keine dieser Unregelmäßigkeiten Beziehungen zu den natürlichen Darmwindungen erkennen läßt. Weil nun ein Transport der Nahrungs- und Inhaltsstoffe bei der Ventileinrichtung der Valve im Bienendarm auch ohne peristaltische Bewegung der Darmmuskulatur einfach durch ein „Kneten" des Darmes beim Atmen oder bei Bewegungen des Hinterleibs vorstellbar ist, zumal an überlebenden Därmen von mir nie peristaltische Bewegungen beobachtet worden sind, erscheint mir die Erklärung der Ringelung als Oberflächenvergrößerung vorläufig als die wahr-

1) Es sind Auftreibungen, die Darminhalt enthalten, nicht geschwülstige Umbildungen der Zellen, wie sie Örösi-Pal (1937) aus dem Enddarm der Honigbiene beschreibt. Beide Gebilde sind in keiner Weise zu vergleichen.

scheinlichste Lösung und eine Deutung ihrer verschieden weiten Ausdehnung bei manchen Individuen nicht möglich.

3. Chitinproben.

Es ist schon erwähnt worden, daß sich die Ansichten, ob die peritrophischen Hüllen aus Chitin bestehen oder nicht, immer noch entgegenstehen. Ich habe bei der eigenen Untersuchung zu dieser Frage vor allem die Chlorzinkjodprobe gemacht. Der Darminhalt war so präpariert worden, wie es im vorigen Abschnitt angegeben worden ist. Der Valvenapparat und die Honigblase konnten so wegen ihrer Chitinauskleidungen als Kontrolle für das richtige Funktionieren der Probe dienen. Die Reaktion fiel an der Auskleidung der Honigblase und besonders an den Chitinleisten des Ventilkopfes positiv aus. Peritrophische Hüllen, d. h. die membranartigen Hüllen, und Valventrichter reagieren negativ. Ich erhielt also in bezug auf die nahrungumhüllenden Schichten das gleiche Ergebnis wie Weil. Manchmal konnte eine leichte Färbung der peritrophischen Hüllen vorgetäuscht werden. Hatten nämlich die Bienen vorher stärkehaltigen Pollen gefressen und war die Stärke noch nicht genügend abgebaut, so wirkte das Jod aus dem Chlorzinkjod auf die Stärke und man bekam die positive Stärkereaktion. Durch den nun dunkelblau gefärbten Pollenballen schimmerten manchmal die umgebenden Membranen bläulich mit. So konnte einige Ähnlichkeit mit dem zarten Violett der Honigblase hervorgerufen werden, da durch das Braungelb der Sekretmassen die Farben nicht so rein erscheinen konnten, wie es für ein genaues Erkennen nötig wäre.

Mit der α- und β-Naphtholprobe bekam ich violette und braunviolette Färbung, doch weiß ich nicht, ob mir diese Reaktionen recht gelungen sind. Ich erwähne sie nur, weil Hsin (1935, p. 292) bei Blattwaspen ein ähnliches Resultat bekommen hat (Chlorzinkjod negativ, Naphtholproben violett und braun). Er schließt aus seinen Ergebnissen auf eine dem Chitin ähnliche Substanz der peritrophischen Hüllen. Es ist dabei aber zu bedenken, daß er diese Hüllen untersucht, nachdem sie auf natürlichem Wege kurz vor der letzten Häutung aus dem After ausgeschieden worden sind, daß also Teile der chitinigen Auskleidung des Enddarms in den untersuchten Substanzen enthalten sein konnten.

Ließ man den Darminhalt längere Zeit in Wasser liegen, dann löste sich alles bis auf die Membranen im Endteil und bis auf den Pollenballen. Aber auch dann war die Chlorzinkjodreaktion negativ.

Den gleichen Erfolg hatte man, wenn der Darminhalt vorher einen Tag in Diaphanol gelegen hatte, eine Zeit, die bestimmt zur Entkrustung so zarter Häute ausreichen müßte. Gegenproben mit Schlundplättchen und Intersegmentalhaut vom Bauch waren auch ohne Diaphanol positiv.

Die Chitosansalzmethode, die bei v. Dehn positiv ausfiel, habe ich nicht gemacht, weil nach den Arbeiten von P. Schulze, Kunike und Koch die drei vorher genannten Reaktionen für Chitin typisch sind und die Ergebnisse aus dem Rostocker Laboratorium in dieser Beziehung für maßgebend gelten können. Auf die Frage, wieweit der Nachweis des Chitins überhaupt sicher ist, kann hier nicht eingegangen werden. Aus meinen Beobachtungen geht somit mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß bei den peritrophischen Hüllen der Honigbienenarbeiterin kein Chitin auftritt.

In letzter Zeit hat sich v. Dehn (1936) nochmals mit der Frage nach der „peritrophischen Membran" beschäftigt, indem sie etwas einseitig nur die Frage nach dem Material behandelt. Sie weist an allen ihren Beispielen Chitin als Grundstoff nach. Für die Honigbiene gelingt ihr der Nachweis nur an mit KOH vorbehandeltem Material nicht an Diaphanolmaterial. Sie glaubt, daß bei einer kurzen Behandlung mit Lauge aus Chitin keine Chitosansalze gebildet werden. Ein positiver Chitinnachweis gelingt ihr also — wenigstens für unsern Fall — nur an einem gegen Laugen resistenten Rest der Nahrungshüllen. Sie beschränkt sich damit auf einen ganz bestimmten Teil der peritrophischen Hüllen eben dem, der in KOH nicht löslich ist.

Es drängt sich hier vielleicht noch die Frage auf nach dem Auftreten von Chitin im Mitteldarm der Insekten als einer entodermalen Bildung. Nach unserem heutigen Wissen muß man annehmen, daß das Entoderm bei normaler Entwicklung im funktionierenden Mitteldarm kein Chitin bilden kann. Nun ist aber die Streitfrage, ob der Mitteldarm entodermaler oder ektodermaler Herkunft ist, keineswegs endgültig beantwortet (Korschelt, 1936, p. 764). Wenn man gerade bei denjenigen Insekten, bei denen eine gewisse Wahrscheinlichkeit für ektodermale Abkunft des Mitteldarms vorhanden ist, irgendwelche chitinigen Elemente der peritrophischen Hüllen als kutikulare Bildungen des Epithels sicher nachweisen kann, dann wäre damit auch ein Schritt auf dem Wege der Beantwortung dieser Frage der Entwicklungsgeschichte getan.

4. Erörterung der Bildungsweisen der peritrophischen Hüllen.

Wir haben gesehen, daß sich die peritrophischen Hüllen im Mitteldarm der Arbeitsbiene im Laufe der Entwicklung langsam herausbilden und daß sie möglicherweise schon vor der letzten Häutung im Darm erscheinen. Es tritt nun die Frage auf, wie werden die peritrophischen Hüllen gebildet. Zu Anfang ist daran erinnert worden, daß schon viele Antworten darauf gegeben worden sind, daß sie sich aber vielfach widersprechen. Es zeigte sich uns nun, daß überall, wo in den Präparaten ein Bildungsstadium getroffen zu sein scheint, das Epithel Sekretionserscheinungen aufweist und daß die Bildung der peritrophischen Hüllen eng mit der Sekretion im Mitteldarm zusammenhängt, eine Beobachtung, die ja auch andere Autoren immer wieder gemacht haben.

Es werden, wie schon erläutert, 3 Sekretionsarten unterschieden: apokrine, merokrine und holokrine Sekretion. Im Mitteldarm der Arbeitsbiene konnte ich keine holokrine Sekretion feststellen; die beiden anderen Arten waren überall zu beobachten (Abb. 9, 13, 15, 18). Von manchen Forschern wird noch der Stäbchensaum als Sekretionsprodukt angesehen (Weil, 1935, p. 458). Ich glaube aber nicht, daß diese Bildung ein Sekretionsprodukt ist, sondern halte sie mit der allgemeinen Auffassung von Stäbchensäumen überhaupt für einen Teil der Zelle. Stäbchensäume kommen ja bei Tieren auch noch an anderen Stellen vor, wo man keine Sekretion hat und auch nicht immer von Resorption gesprochen werden kann, wo aber ein starker Stofftransport, ein starkes Strömen durch das Epithel stattfindet. Als Beispiele will ich neben den verschiedenen Darmabschnitten der Wirbeltiere, die ja nichts grundsätzlich Verschiedenes zu unserm Objekt zu leisten haben, die Hauptstücke der Nierenkanälchen, das Syncytium der Plazenta und die tela chorioidea nennen.

Wie die Sekretion mit der Bildung der peritrophischen Hüllen zusammenhängt zeigt z. B. Abb. 13 u. 18. Auf bzw. „in" der Zelloberfläche (Abb. 13) oder auf den Spitzen des Stäbchensaumes (Abb. 18) liegen irgendwelche festere Häute oder Membranen, die von den Sekreten blasenförmig vor sich hergetrieben und dann ins Lumen gedrängt werden. Die Sekretionsart kann merokrin oder apokrin sein. Im letzteren Falle braucht der Stäbchensaum nicht zerstört zu werden. Es ist das eine Bildungsweise, die der allgemeinen

Vorstellung entspricht und wie sie allgemein abgebildet wird. Am bekanntesten sind wohl die Zeichnungen Trappmanns. Ich bringe hier in den erwähnten Abbildungen zwei Photographien von Exemplaren, die noch nicht geschlüpft sind. Die beiden Bilder zeigen auch, daß die membranartigen Hüllen nicht gleichmäßig dick sind, sondern wie mit ganz feinen Teilchen besetzt aussehen.

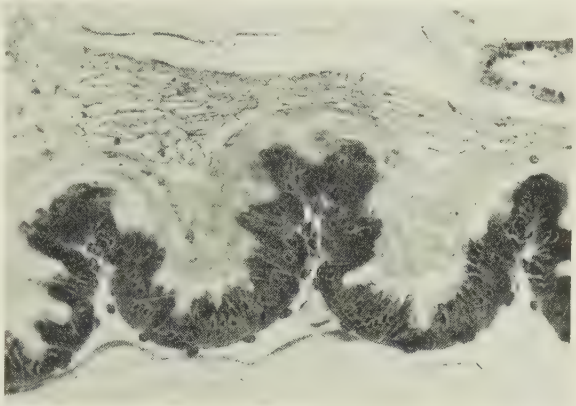

Abb. 25. Arbeiterin 12 Tage geschlüpft (Per. V). Bildung der peritrophischen Hüllen. In der äußersten Schicht membranartige Hüllen, die noch ungefähr das Profil der Epitheloberfläche haben. 143 ×.

Manchmal sieht man in der Schicht des Darminhalts, die dem Epithel direkt aufliegt, mehr oder weniger zarte, feine Membranen. Sie folgen noch annähernd dem Profil der Zellköpfe (Abb. 25, 26). Das Epithel ist in merokriner Sekretion. Dabei werden die Zellkuppen abgesprengt. Die Zellmembran, die ja fester als das übrige Plasma ist und die man sich vielleicht wie die Haut auf einer Ölfarbe vorstellen kann, wird als ganzes abgehoben und, wenn nun die benachbarten Zellen verkleben, hat man das Bild, das die Abbildungen zeigen. Mir scheint eine solche Bildungsweise nicht so unmöglich, zumal ja in Abb. 26 die noch intakten aber schon stark

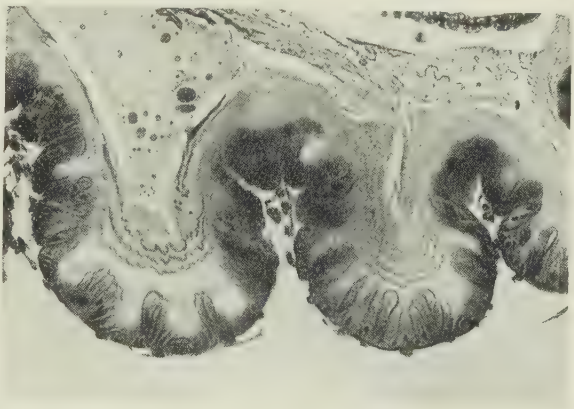

Abb. 26. Feldbiene (Per. V). Bildung der peritrophischen Hüllen. 143 ×.

vorgewölbten Zellhäute ganz das gleiche Aussehen zeigen, wie die eben beschriebenen Hüllen. Außerdem zeigt Abb. 10 eine einzelne solche sezernierende Zelle. Das Bild stammt von einem ganz jungen Exemplar der Periode III, wo zwar schon Sekretion vorhanden ist, aber nur an kleinen Bezirken. In Wirklichkeit findet der Vorgang an 4—5 benachbarten Zellen statt, was in der Photographie nicht deutlich zum Ausdruck kommt, da sie nur einen Ausschnitt des photographierten Präparatstückes, die Einstellebene, darstellt. Wir haben hier den Vorgang der Bildung peritrophischer Hüllen an einer ganz geringen Anzahl von Zellen.

Hier muß ich auf v. Dehns (1933, p. 86) Beobachtung eingehen, daß an den peritrophischen Hüllen noch der Abdruck des Epithels zu erkennen ist, von dem sie gebildet worden sind. Die Autorin hat dies an den peritrophischen Hüllen der Imago der Biene wahrgenommen. Schon lange vorher hat aber Schiemenz (1883, p. 81) diese Erscheinung bei der Larve, nicht aber bei der Imago sehen können. Er deutete das ebenfalls, wenn auch etwas vorsichtiger als v. Dehn, als einen Hinweis auf die epitheliale Herkunft der nahrungumhüllenden Schichten. Ich selbst konnte so etwas nicht beobachten, halte es aber nach den eben berichteten Befunden an Schnitten nicht für unmöglich, daß solche Bildungen an der dem Epithel zugewandten Fläche der peritrophischen Hüllen gelegentlich entstehen können.

Manchmal lösen sich die Zellkuppen mehr einzeln vom Epithel, mehr als Bläschen, die die sezernierten Stoffe enthalten. Abb. 15 und 16 zeigen solche Fälle. Dabei entsteht dann der netzig schaumige Inhalt des Mitteldarms, wie er schon oben beschrieben worden ist. Die Schaumkammern wären dabei von den Grenzschichten bzw. Teilen der Grenzschichten der Zellen gebildet und der Inhalt Sekrete oder umgewandelte Sekrete. Die Bildungsweise ist nur in Puppen beobachtet worden.

Wenn Membranen oder ähnliche Dinge auf den Spitzen des Stäbchensaumes liegen, dann ist es nicht schwer, sich vorzustellen, wie aus solchen „Grenzmembranen" peritrophische Hüllen werden. Schwierig ist es aber, wenn solche Schichten innerhalb des Stäbchensaumes liegen (Abb. 11, 12). Das kann, wie schon gesagt wurde, nur als Grenzschicht zwischen zwei „Schüben" des Rhabdoriums gedeutet werden, oder man muß annehmen, daß diese Gebilde keine kontinuierliche Körper flächenhafter Ausdehnung, sondern flächige Anordnung diskreter aber eng beisammenliegender Teilchen sind,

die durch einen Schub apokriner Sekretion durch den Stäbchensaum hindurchgedrängt werden. Daß Schichten getrennter Partikel als peritrophische Hüllen auftreten können, ist ja schon gezeigt worden. Ich halte es wie Weil für unmöglich, daß, wie man nach v. Dehn annehmen muß, kontinuierliche Schichten durch den Stäbchensaum hindurchgedrängt werden könnten.

Die äußersten Hüllen des gesamten Darminhalts sind oft viel derber als die übrigen, wahrscheinlich weil sie die jüngsten sind, und weil die älteren von den Stoffen im Mitteldarm allmählich verändert und aufgelöst werden. Die Inhaltsmasse wird zum Endteil immer gleichmäßiger, als wenn die Membranen in der Grundmasse verquellen, eine Erscheinung, die sicher mit der allmählichen Verarbeitung der Nahrungsstoffe zusammenhängt.

Die Grundmasse des Darminhalts ist offenbar ein Gemisch aus Sekreten, Schleimmassen, Fermenten, Wasser usw. Die Darmdrüsenzellen der Wirbellosen können ja verschiedene Arbeiten z. T. gleichzeitig leisten und neben Fermenten Eiweiß, Wasser usw. ausscheiden. Hirsch gibt an (1918, p. 88), daß, während die Sekretion der Fermente ein mehrperiodischer Prozeß ist, die Wasserabgabe gleichmäßig einen einperiodischen Prozeß darstellt. Die Totalpräparation hat uns gezeigt, daß es Substanzen geliger Natur sind, und zwar liegen sie zwischen den membranartigen Hüllen. Wenn diese sich gleichmäßig parallel legen, haben wir in Schnittbildern zwischen ihnen die leicht graublau gefärbten breiten Bänder der Schicht 2 in Abb. 24. Wir haben ferner gesehen, daß die membranartigen Hüllen fehlen können; dann liegen offenbar solche peritrophische Hüllen vor, wie sie Koehler (1921), Hertig (1923) usw. beschrieben haben. Im Mitteldarm der Biene, also allein eines Insekts, vielmehr noch bei Insekten allgemein, herrscht eine große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen, die die Nahrungsscheiden betreffen. Es folgt hieraus leicht, daß den einen oder den anderen Autoren gar nicht Irrtümer unterlaufen zu sein brauchen, sondern daß tatsächlich verschiedene Dinge als peritrophische Membranen vorkommen. Die schleimartigen, gallertigen und ähnlich beschriebenen Hüllen sind sicher Sekretionsprodukte der Mitteldarmzellen oder sogar sie selbst (Hunkeler, 1925, p. 81), wenn sie bei merokriner Sekretion z. T. mit in das Lumen gelangen.

Es ist gezeigt worden, was die schleimigen Hüllen sein könnten; es ist vorher schon gezeigt worden, daß die membranartigen Hüllen kein Chitin oder höchstens chitinverwandt sein können, nun soll

noch etwas mehr über das Material der membranartigen Hüllen gesagt werden. Es können das aber nur Vermutungen sein als Hinweise, in welcher Richtung zu suchen wäre; denn der Nachweis der Substanzen ist wohl in unserm Falle nur durch histologisch-physiologische Methoden zu erbringen. Ob das aber bei der unbekannten Anzahl so verschiedener, zum großen Teil unbekannter Stoffe, wie sie in einem tätigen Darmsystem vorhanden sind, auch wenn unsere Färbungsmethoden und Reaktionen wesentlich feiner und „trennschärfer" werden, möglich ist, ist nicht abzusehen.

Zellplasma im weiteren Sinne können die peritrophischen Hüllen insofern sein, als sie bei Sekretion abgesprengte Zellmembranen sind. Trappmann (1923, p. 595) glaubt, daß die peritrophischen Hüllen Grenzmembranen des Stäbchensaumes sind, und Weil (1935, p. 453) hält eine Bildung einer solchen Membran durch die lebende Substanz dieser außerhalb liegenden, alloplasmatischen Zellorgane durchaus für möglich. Aus den Ausführungen beider Forscher geht ferner hervor, daß sie in den peritrophischen Hüllen kontinuierliche Gebilde sehen. Es ist nicht recht zu verstehen, wie solche Dinge von einzelnen Stäbchen gebildet werden sollen.

Ich halte es für eher möglich, daß die besprochenen Membranen als Gerinnungsresultate entstehen, wenn die mehr oder weniger vorbereiteten Nahrungsstoffe auf die neugebildeten Sekrete im Stäbchensaum treffen. Diese Möglichkeit läßt auch Weil zu (1935, p. 453) und Abony (1903) (Biene), Holtz (1909, p. 691) (Larve von *Nematus*), Green (1931, p. 1059) (*Vespa vulgaris*) und Loele (1914, p. 23), (*Camponotus*-Larve) erklären sich die Entstehung überhaupt so. Es wäre das eine Erklärung auf rein chemischer Grundlage. Ein Beweis für oder gegen könnte erst gebracht werden, wenn alle chemischen Vorgänge bei der Verdauung bekannt wären.

Wenn nach einem Sekretionsvorgang die Zellen des Mitteldarms an ihrer Oberfläche stark zerstört sind, kann es möglich sein, daß wie bei einem gewöhnlichen Wundverschluß schorfartige Bildungen entstehen, unter denen die neue Zellmembran gebildet wird. Tritt nun Wiederherstellung des Stäbchensaumes ein, dann wird dieser „Schorf" abgehoben und man hat die Erscheinung eines Stäbchensaumes mit dunkel gefärbter Grenzschicht. Diese Auflage auf den Zellen kann genau so gut von irgendwelchen Sekreten abgehoben werden. Die Annahme, daß wundschorfartige Bildungen die peritrophischen Hüllen hervorrufen können, würde auch gleichzeitig eine

Erklärung dafür bieten, daß die peritrophischen Hüllen erst erscheinen, nachdem schon sezerniert worden ist.

Ich hoffe so für das Beispiel der Arbeitsbiene gezeigt zu haben, wie die Wiedersprüche der verschiedenen Autoren gegeneinander erklärt werden können, daß sie wohl meist gar nichts falsches beschrieben haben und so meine Gedankengänge in der Einleitung etwas gestützt zu haben. Meine Erklärungsversuche mögen etwas reichlich spekulativ erscheinen. Bei rechtem Licht besehen konnten aber andere Forscher mit den angewendeten Methoden auch nicht anders vorgehen und sind es auch nicht. Ferner soll aus meinen verschiedenen Deutungsversuchen nicht Ratlosigkeit oder dgl. herausgelesen werden. Sie geschahen, um die Vielseitigkeit der Erscheinung recht klar werden zu lassen und um zu demonstrieren, wie unklar trotz aller bisherigen Arbeiten auch heute noch das Problem der peritrophischen Hüllen ist.

Ehe ich auf weitere Dinge eingehe, will ich erst beschreiben, was ich bei den Geschlechtstieren und ihren Larven gesehen habe.

B. Die Geschlechtstiere.

Die Geschlechtstiere sind nur vergleichsweise behandelt worden, und, da sich wenigstens gestaltlich kein wesentlicher Unterschied zur Arbeiterin entdecken ließ, die Beobachtungen an weniger Material gemacht worden.

1. Die Imagines.

An erster Stelle sollen in diesem Abschnitt die Befunde an der Königin dargestellt werden. Es wurden von 6 Weiseln Schnittserien durch Mitteldärme hergestellt. Eines der Weibchen war noch nicht begattet; von einem zweiten stand es nicht sicher fest. Ein Unterschied zu sicher begatteten Königinnen ließ sich nicht feststellen. Die Objekte wurden genau so behandelt wie die der Arbeitsbienen.

Das Epithel ist oft äußerst zerfetzt (Abb. 27). Es ist z. T. von der Basalmembran und der Muskelschicht abgehoben. Die Krypten sind dabei teilweise auch hochgehoben worden. Die Zellen liegen sehr locker im Verbande. Bei der Arbeitsbiene ist nie ein solcher Zustand des Epithels gefunden worden. Da ein Teil der Weibchen bei gleicher Behandlung der Präparate aber normales Gefüge des Epithels zeigt, scheint es mir unwahrscheinlich, daß die Auflösung des Gewebeverbandes eine Folge schlechter Fixierung oder ähnliches ist; diese Erscheinung beruht wohl auf einem Normalzustand,

der zeitweise auftritt und durch die sekretorische Tätigkeit des Epithels bedingt ist. Sonst ist der Bau des Mitteldarms von dem der Arbeitsbienen nicht so verschieden, soweit durch den beschriebenen Zustand eine Übereinstimmung bzw. ein Unterschied in den beiden Bienenwesen überhaupt festgestellt werden kann. Eine Verschiedenheit zwischen Anfangs- und Endteil des Mitteldarms, der bei der Arbeiterin recht klar ist, ist hier im allgemeinen nicht zu erkennen. Es scheint, als wenn das ganze Epithel mehr dem des letzten Abschnittes bei der Arbeiterin gleicht. (Das wäre auch verständlich, da der Königin von den Pflegebienen wahrscheinlich Futtersaft, der ja arteigenes Eiweiß wäre, oder schon teilweise aufgeschlossene Nahrung gereicht wird. Es wäre von der Königin also hauptsächlich Resorptionsarbeit zu leisten. Hierzu müßte allerdings angenommen werden, daß eine Arbeitsteilung im Mitteldarm der Arbeitsbiene stattfindet, indem der Endteil mehr der Resorption dient, was bisher keineswegs eingehend untersucht, geschweige denn bewiesen ist. Es gibt eine Reihe von Arbeiten, die sich auch mit dem Problem des Resorptionsortes beschäftigen. So findet man bei ARMBRUSTER (1931, p. 505) dazu einige Gedanken in dem eben angegebenen Sinne, und der abschnittweise verschiedene Bau des Epithels, wie er verschiedentlich in einer ganzen Reihe von Insektengruppen beschrieben worden ist, weist darauf hin. Da diese Arbeitsteilung — im Gegensatz zu der zwischen Mitteldarm und Enddarm — bisher reine Vermutung ist, füge ich die Bemerkung nur in Klammern bei.) In einem Falle liegen die Krypten nicht in Vertiefungen. Das Epithel erinnert dadurch etwas an das der Larve. In ähnlicher Weise fügen sich die Regenerationszellen der Darmwand bei der Drohne in allen von mir untersuchten Fällen ein. Die Valve ist im Durchschnitt kürzer und kräftiger als bei der Arbeiterin. Ihr Behang, der Trichter, ist deutlich. Rings um die Valve

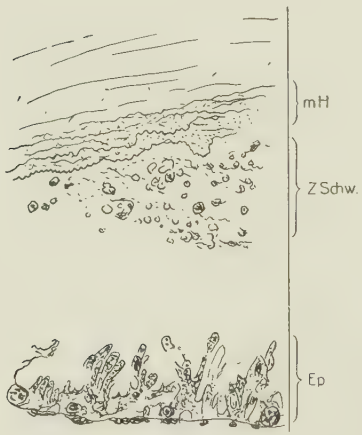

Abb. 27. Weisel Imago. Zerstörtes Epithel. mH membranartige Hüllen. ZSchw Zellrestschwärme. Ep Epithel. Gezeichnet bei 120×.

ist eine Ringsehnenfalte, die sich aber dicht an die Valve anlegt und dadurch nicht immer klar zu erkennen ist.

Der Darminhalt ist an die Innenseite der Darmkrümmung gedrückt. Das ist sicher beim Strecken und anschließenden Fixieren geschehen. Er besteht aus Sekreten, Membranen und ganzen Schwärmen von losgelösten Zellkuppen, die vielfach noch Kerne haben. Nahrungsstoffe sind scheinbar nicht vorhanden, wenigstens nicht an ihrem Aussehen zu erkennen. Das ist in einem Falle besonders deutlich, wo im Vorderteil die Sekrete symmetrisch liegen und nach hinten immer mehr aneinanderrücken. Es ist schließlich kein Mittelstrang mehr vorhanden, der als Nahrungszylinder gedeutet werden könnte. Niemals kann Pollen nachgewiesen werden. Das scheinbare Fehlen von Nahrung hängt sicher mit der schon erwähnten Nahrungsweise zusammen.

Zwischen den Sekreten liegen membranartige Hüllen. Vielfach sind es nur Fetzen. Sie stammen sicher vom ganzen Epithel ab, denn sie liegen zwischen den Sekreten, die nach dem ganzen Aussehen des Epithels von der gesamten Darmwand abgeschieden werden. Besonders über den Tiefen der Darmfalten drängen ganze Schwärme von Zellköpfen die Membranen zur Mitte. Diese Schwärme können bis in den Enddarm dringen. Sehr oft sind die membranartigen Hüllen gefältelt; sie sehen aus, als wenn sie noch das Profil der Epitheloberfläche hätten. Da aus dem bisher allgemein Bekannten kein Zusammenhang zwischen Bildung der peritrophischen Hüllen und der Nahrungsart zu finden ist, hier aber offenbar ebenfalls wie bei der Arbeiterin eine Bildung aus dem ganzen Epithel vorliegt, kann man wohl sagen, daß bei beiden Bienenwesen im wesentlichen die gleiche Entstehungsweise der peritrophischen Hüllen vorliegt, zumal ja beide Formen den gleichen Genotyp darstellen. Es werden vom ganzen Epithel Sekrete abgeschieden, die zeitweise von membranartig dünnen Schichten anderer Konsistenz unterbrochen werden oder solche Schichten selbst abheben.

Bei den Königinnen sind immer wirkliche Membranen beobachtet worden und keine Körnchenschichten oder Grenzschichten zwischen irgendwelchen Massen. Die Sekretschichten scheinen nicht so kompakt zu sein wie bei der Arbeiterin. Man kann deshalb nicht so bestimmt von sekretartigen Hüllen reden.

Um den Mitteldarm der Drohne zu beschreiben, habe ich fünf Drohnendärme untersucht.

Der Mitteldarm der Drohne hat mehr Ähnlichkeit mit dem der Königin als mit dem der Arbeiterin. Das Epithel ist ebenfalls bei allen meinen Exemplaren in verhältnismäßig reichlicher Auflösung, also wahrscheinlich in starker Sekretion. Es kann nur in einem Falle ein einigermaßen deutlicher Unterschied zwischen vorderem und hinterem Epithel wahrgenommen werden. Der letzte Abschnitt kann, wie bei der Arbeiterin, nicht gefaltet sein. In den Zellkernen ist das Chromatin verteilt angeordnet. Dies ist wohl keine Eigenschaft der Drohne, sondern die hier untersuchten Exemplare befinden sich nur zufällig im gleichen Zustand. Die Valve ist kurz und dick. Ihr Behang, der Trichter, ist verhältnismäßig lang.

Der Darminhalt besteht aus membranartigen Hüllen und Sekretmassen, die von Zellköpfchen durchsetzt sind, besonders in den Schichten, die dem Epithel direkt folgen. Die Membranen sind nie Lagen von einzelnen Teilchen sondern immer wirkliche Membranen. Sie stammen sicher von der gesamten Darmoberfläche, denn man sieht sie vielfach bogenförmig über Zellrestschwärmen liegen, wie wenn sie gerade abgedrängt worden wären. Ich kann mir jedenfalls bei diesen Schnittbildern nicht vorstellen, daß sie von Zellen des vorderen Mitteldarmabschnittes abgeschieden werden. Nach meinen Präparaten scheinen die Membranen bei der Drohne von hinten nach vorn abgehoben zu werden. V. DEHN (1933, p. 89) stellt fest, daß die Abhebung jeder neuen Membran im 2. Teil des Darmes beginnt und nach vorn fortschreitet. Das kann ich nicht mit dieser Bestimmtheit behaupten, denn ich habe besonders bei der Arbeitsbiene Exemplare gefunden, bei denen die peritrophischen Hüllen am Ende dem Epithel auflagen und weiter vorn schon abgehoben waren (Abb. 20). Wenn angenommen worden ist, daß die Nahrungsscheiden vom ganzen Epithel abgeschieden werden, so steht dazu im Widerspruch, daß die Massen, die die Zwischenräume teilweise ausfüllen, nicht zu unterscheiden sind von denen, die in einem Fall in der Honigblase zu erkennen sind und dort schon bei dem gerade fixierten Objekt als scheinbar harte Kugel auffielen. Es ist offenbar Nahrungsbrei. Wie diese Massen zwischen die Membranen gekommen sind, ist nicht klar, es sei denn, die peritrophischen Hüllen sind für sie passierbar oder sie unterscheiden sich nur färberisch nicht voneinander und wären Dinge verschiedener Natur. Die erste Möglichkeit scheint mir wahrscheinlicher, denn das lebende Epithel nimmt doch normalerweise die Stoffe auf, die zur Ernährung usw. dienen, sie werden gewissermaßer von ihm angezogen. Wenn jetzt die peritrophischen

Hüllen filtern würden, wie Weil (1935) meint, also nur für eine gewisse Gruppe von Stoffen durchlässig wären, wie das vielfach angenommen wird, dann erfordert das doch, daß die Kräfte, die den Stofftransport der Resorption verursachen, mehr Stoffe in Richtung auf das Epithel in Bewegung setzen müßten, als von den Zellen aufgenommen werden. Die peritrophischen Hüllen müßten dann von überschüssigen Stoffen gegen die Darmwand gedrückt werden. Das ist aber nicht der Fall. Es ist also wahrscheinlicher, daß die peritrophischen Hüllen von den Sekreten vorgetrieben werden oder wenigstens im Strom des Sekretgemisches stehen wie ein Logbrett im Wasserstrom, und daß alle Stoffe, die normalerweise im Darm vorkommen und senkrecht zu den Nahrungsscheiden bewegt werden müssen, die peritrophischen Hüllen ohne weiteres durchdringen können. Dann kann man aber nicht von einer Filtertätigkeit reden.

Die Membranen werden zum Zentrum hin immer zarter. Pollen konnte in keinem Falle als Nahrung nachgewiesen werden. Ein Stäbchensaum war ebenfalls nirgends festzustellen, was bei dem allgemeinen Zustand des Epithels verständlich ist. Bei den Königinnen war manchmal noch dort ein Stäbchensaum vorhanden, wo im Vorderteil die Membranbogen die Faltenhöhen berührten. Die Krypten liegen als kleine Dreiecke am Grunde des Epithels. Es können überall Übergänge zu ausgewachsenen Darmzellen erkannt werden. Die Regenerationsnester liegen also nicht so typisch in Versenkungen wie bei der Arbeiterin.

Alle Exemplare zeigen dieses merkwürdig zerstört erscheinende Bild. Da die Drohnen beliebig aus dem Stock genommen worden sind, z. T. aus 2 verschiedenen Jahren stammen, ist es unwahrscheinlich, 5 Ausnahmefälle getroffen zu haben. Es scheint mir aber durch Zufall der gleiche Zustand in den rhythmischen Veränderungen des Epithels vorzuliegen und zwar eine Phase zur Zeit des Beginns der Epitheleruenerung. Der Zustand des Epithels, der Zellkerne und der Krypten deutet darauf hin.

Ein Vergleich mit der Arbeiterin läßt keine großen Unterschiede zwischen den 3 Bienenwesen finden. Wir haben ein im großen und ganzen gleichmäßiges Epithel. Eine Arbeitsteilung kann für die Arbeiterin vermutet werden. Das ganze Epithel ist an der Ausbildung der peritrophischen Hüllen beteiligt. Es gibt 2 Elemente, die nahrungumhüllend auftreten, membranartige Hüllen und sekretartige Hüllen. Beide Arten können sich gegenseitig ausschließen. Bei der

Geschlechtstieren scheinen die Sekrete nicht so typisch hüllenartigen Charakter anzunehmen. Bei der Arbeitsbiene treten als membranartige Hüllen oft Schichten von diskreten Teilchen auf. Diese Erscheinung ist bei Männchen und Weibchen nicht bemerkt worden. Es finden sich in den Schnitten vielmehr immer scharfe Konturen, die echte Membranen anzeigen.

2. Die Larven.

Ich beschreibe anschließend die Verhältnisse im Mitteldarm der Larven von Weibchen und Männchen. Es sind fast ausschließlich ältere Stadien zur Untersuchung gekommen. Arbeiterlarven habe ich nur ganz flüchtig angesehen, weil sie, wie schon gesagt wurde, von anderer Seite bearbeitet werden. Mir ist, soweit in diesem Falle überhaupt ein Urteil darüber statthaft ist, dabei keine Abweichung von den Larven der Geschlechtstiere aufgefallen.

Aus fünf Individuen ergab sich für die Weisellarve folgendes Bild.

Der Mitteldarm ist ein einheitlicher Sack ohne irgendwelche äußerliche Gliederung. Er liegt in einem Netz sehr schwacher Muskelzüge. Seine Wand besteht aus großen Pflasterzellen (Abb. 28). An seinem Vorderende ist ein Ring von besonderen hohen, zylindrischen Zellen mit kleineren Kernen ohne Stäbchensaum. Sie nehmen von der Valve bis zu den eigentlichen Mitteldarmzellen an Höhe allmählich ab und sind bis zu 10—12 Reihen vorhanden. Die Valve ist viel gedrungener als bei den Imagines. Sie wird durch einen Trichter verlängert. Die eigentlichen Mitteldarmzellen haben große Drüsenzellkerne und sind senkrecht zum Epithel gestreift (Abb. 28). Diese Streifung wird durch eine faserige, dunkel gefärbte plasmatische Struktur verursacht. An der Basis und am apikalen Ende können homogene helle Zonen sein. Die am apikalen Ende geht nicht allmählich in die mittlere gestreifte Zone über wie die basale, sondern ist davon scharf getrennt, was besonders deutlich ist, wenn sie noch einen schmalen dunklen Streifen enthält, wie er besonders deutlich bei einer Drohnenlarve (Abb. 29 1., 3. u. 4. Zelle von links) zu erkennen ist. Ob dieser Streifen Beziehungen zum Stäbchensaum hat (Basalkörnchen der Stäbchen?), kann ich nicht entscheiden.

Alle echten Mitteldarmzellen tragen einen Stäbchensaum. Er ist immer als solcher zu erkennen, d. h. in allen Fällen ist eine

faserige Struktur sichtbar. An die Stäbchen schließen sich normalerweise sofort die dicken Schichten von Sekreten an, die die Nahrung umgeben und vom Epithel trennen. Ihr Aufbau ist der einer durchsichtigen, homogenen, klaren Masse, die von vielen kleinen Körnchen durchsetzt ist. An der Grenze gegen den Stäbchensaum ordnen sich diese Körnchen in eine Reihe parallel zur Darmachse. Dadurch sieht es manchmal so aus, als wenn zwischen Darminhalt und Stäbchensaum eine Membran vorhanden wäre. Durch die Aufbereitung der Objekte reißt sehr oft Stäbchensaum und Sekret auseinander. Dann bleibt die besprochene Körnchenreihe am Stäbchensaum kleben und erscheint als eine apikale Membran. Ferner hat man manchmal den Eindruck, als wenn die Sekrete aus dem Stäbchensaum hervorgehen. Sie sind nämlich in Schichten aufgeteilt. Das ist teils unmittelbar zu erkennen, teils an solchen oben beschriebenen Körnchenreihen, teils an Stellen, an denen die Sekrete durch irgendwelche Umstände zerrissen worden sind. Außerdem kann man hin und wieder beobachten, daß die Körnchen annähernd in Reihen angeordnet sind, die die Richtung der Stäbchen haben. Das Mitteldarmepithel scheint weiterhin auch noch imstande zu sein, flüssige Sekrete abzugeben, die möglicherweise Stoffe enthalten, die bei der Fixierung ausfallen, denn es sind allenthalben Blasen im übrigen Sekret zu sehen, die teilweise mit krümeliger Masse angefüllt sind.

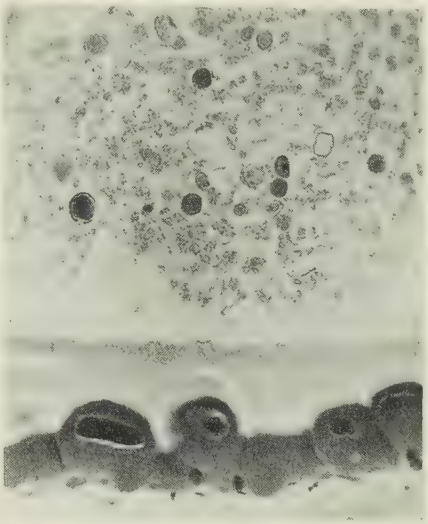

Abb. 28. Weisel Larve. Ausschnitt aus dem Mitteldarmepithel. Pollen im Nahrungsbrei. 143 ×.

Von dem vorderen Zellring geht von jeder einzelnen Zelle ein Strom von Sekreten aus. Diese Abscheidungen fließen zu einer membranartigen Schicht zusammen und trennen so die im vorigen Abschnitt beschriebenen Sekrete von den Nahrungsstoffen. Die Nahrung durchzieht wie eine Wurst den Darmblindsack. Es ist eine krümelige, flockige Masse, die eine ganze Menge Pollentrümmer und in jedem Falle auch noch ganze Pollen enthält. Dieser Pollen

ist offenbar ein Bestandteil des königlichen Futters; denn für eine gelegentliche Verunreinigung ist die Menge doch zu groß. Futtersaftuntersuchungen, wie sie z. B. von Elser (1929) durchgeführt wurden, zeigen auch, daß der Futtersaft der weiblichen Larven am 4. und 5. Tage Pollen führt, zu einer Zeit also, in der eine Umstimmung von Arbeitermaden in Königinnenmaden nicht mehr möglich ist. Meine Präparate zeigen auch leere Pollenhüllen, woraus man wohl mit einiger Sicherheit schließen kann, daß der Blütenstaub abgebaut wird. Unverletzte Pollen sind wahrscheinlich eben erst in den Darmtrakt aufgenommen worden (Abb. 28).

Bei der Weisellarve wird also die Nahrung im Mitteldarm, die im Gegensatz zur weiblichen Imago Pollen enthält, durch eine dicke Schicht von Sekreten umhüllt und vom Epithel getrennt. Zwischen Nahrungsmassen und diese Sekrete schiebt sich, aus einem Ring besonderer Zellen rings um die Valve stammend, eine dünne membranartige Hülle, der Valvenstrom.

Durch ein Mißgeschick ging mir am Ende meiner Untersuchungen ein Teil des Drohnenmaterials verloren, so daß ich nur 4 Larven untersuchen konnte.

Der Mitteldarm der Drohnenlarven erscheint nicht wesentlich anders gebaut als der der übrigen Bienenlarven. Sein Epithel besteht ebenso aus großen Pflasterzellen mit großen Kernen. Die Zellen tragen gewöhnlich einen Stäbchensaum. An seinem Vorderende ist ein deutlicher Ring von Zellen, die kleinere Kerne haben, kein Rhabdorium besitzen und von denen ein besonderer Sekretstrom ausgeht. Er schiebt sich zwischen Nahrungsmasse und eine dicke weitere Sekretschicht, ohne sich aber so klar wie beim Weisel in eine membranartige Hülle fortzusetzen. Die dicke Schicht zeigt den gleichen Bau wie bei der Königin, doch ist sie bei älteren Drohnenlarven nicht so stark, sie wird von den Nahrungsmassen gewissermaßen an die Wand gedrückt (Abb. 29). Es ist ebenfalls eine feine Körnchen enthaltende Masse, die vielfach in Richtung der Stäbchen in Reihen liegen. Manchmal kann auch eine Schichtung erkannt werden. In einem Falle ist im Vorderteil Sekretionstätigkeit der eigentlichen Mitteldarmzellen zu erkennen. Der Stäbchensaum ist dort zerstört und manche Zellen haben fast ungefärbte Köpfe, sind also mit reifem Sekret gefüllt. Öfter findet sich eine andere Form von Sekretabgabe. Die Zellen haben merkwürdige pseudopodienartige Vorwüchse. Diese Gebilde liegen nicht in der Mitte einer Zelle, sondern immer an

Stellen der breiten Oberfläche, unter denen der Kern nicht liegt. Von Membranen kann nur sehr wenig wahrgenommen werden. Höchstens zwischen Nahrung und Sekreten ist eine allerzarteste (schon erwähnte) membranartige Hülle erkennbar. Alles andere ist offenbar Schichtung im Sekret. Von der Valve hängen fetzige Häute, der Trichter, herab. Sie sind ungefähr ebensolang wie die Valve. Der Nahrungsbrei im Innern des Darmes enthält bei alten Larven große Mengen von Pollen. Bei dem einzigen jüngeren Exemplar ist die Nahrung beim Schneiden z. T. herausgefallen — der Nahrungsballen macht im allgemeinen große Schwierigkeiten beim Schneiden. — In Schnitten, die noch kleine Reste enthalten, ist kein Pollen zu finden. Es kann somit nur festgestellt werden, daß die ältesten Larven reichlich Pollenfutter erhalten.

Auch bei der Drohnenlarve finden wir also wie bei der Weisellarve die Nahrungsmassen im Mitteldarm umhüllt von einer dicken Sekretschicht und einer aus einem vorderen Zellring stammenden membranartigen Schicht.

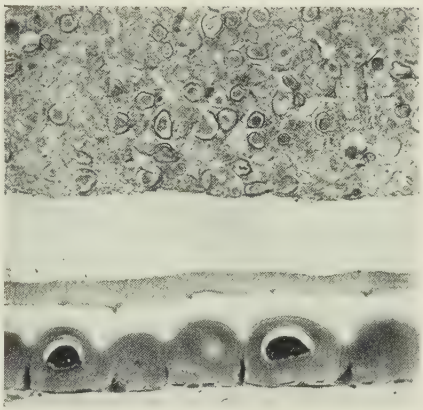

Abb. 29. Drohne, Larve. Ausschnitt aus dem Mitteldarmepithel. Bei Zelle 1, 3 und 4 von links dunkle Schicht in der apikalen hellen Zone (Basalkörnchen des Stäbchensaumes?) 143 ×.

3. Vergleich zwischen Imagines und Larven.

Wenn man nun die Befunde bei Imagines und Larven vergleichend betrachtet, so kann man folgendes feststellen.

Bei den Imagines werden die peritrophischen Hüllen in anderer Weise gebildet als bei den Larven. Dort hatten wir 2 Arten von Hüllen, die beide vom ganzen Epithel abgeschieden wurden. Hier sind ebenfalls 2 Sorten Hüllen vorhanden; sie werden aber an verschiedenen Stellen erzeugt. Die membranartigen Hüllen der Imagines aller 3 Bienenwesen fehlen hier. Dafür tritt eine neue Form auf, ein Strom von Sekreten, der von einem Zellring um die Valve herum herkommt und sich zu einer dem Aussehen nach membranartigen Hülle zusammenschließt. Wahrscheinlich deutete man entweder nur den Valvenstrom aus dem Gebiet um die Valve herum

als peritrophische Membran, oder man sah, wenn der Valvenstrom nicht deutlich war, die peritrophische Membran in den Sekretmassen, die das ganze Epithel abscheidet. Zu Anfang habe ich ja schon genügend über die verschiedenen Ansichten der Autoren berichtet. Ich habe nicht feststellen können, daß durch die Sekretion eine Intima oder ähnliche Dinge abgehoben worden sind, wie es RENGEL (1903, p. 226) von der Wespenlarve beschreibt. CHARLES PÉREZ (1911, p. 15) sah an der Larve von *Polistes gallicus* L. ganz ähnliche Verhältnisse, wie ich sie für die Honigbienenlarven gefunden habe. Da *Polistes* aber einer ganz anderen Hymenopterengruppe angehört als die Honigbiene, kann ich darin nur eine schwache Stütze meiner Befunde sehen.

Wenn von einigen Autoren gefunden wurde, daß auch bei der Arbeiterimago im Vorderteil des Mitteldarms ein besonderer Anteil der peritrophischen Hüllen entsteht — SWINGLE (1927, p. 224) beschreibt das übrigens auch von einer Hummel — so kann das vielleicht durch die Verschiedenheit der ersten und zweiten Hälfte des Mitteldarms erklärt werden. Es muß ja ein Strömen von Sekreten usw. nach hinten stattfinden, denn das Wirkungsgebiet dieses Sekretstromes, die Nahrung, liegt fast ausschließlich im Endteil des Mitteldarmes. Es ist, wie schon oben erwähnt wurde, eine Arbeitsteilung zu vermuten, bei der vielleicht sogar im ersten und zweiten Darmteil verschiedene Sekrete gebildet werden. Es genügt wahrscheinlich nicht anzunehmen, daß die Lage der Nahrung die Ursache der Verschiedenheit ist, d. h. genauer, daß die verschiedenen Reaktionen zwischen Nahrung und sezernierten Stoffen allein das verschiedene Aussehen hervorrufen, denn es ist ja schon bei der schlüpfenden Biene zu erkennen, wo noch keine Nahrung vorhanden ist. In diesem Sinne könnte eine Bildung besonderer, die Nahrung umhüllender Stoffe im Vorderteil möglich sein. Die peritrophischen Hüllen der Imago der üblichen und meiner Vorstellung werden aber an allen Stellen des Epithels abgehoben. Die Ganzbilder zeigen das deutlich. (Aus dem eben Gesagten kann nichts über eine Arbeitsteilung in bezug auf die Resorption geschlossen werden, denn wie sich die resorbierbaren Stoffe im Mitteldarm verteilen, ist ja wohl nur sehr schwer und im Rahmen dieser Arbeit überhaupt nicht festzustellen.)

Bei der Imago ist ebenfalls wie bei der Larve ein besonderer Zellring am Anfang des Mitteldarms um die Valve, die Ringsehnenfalte zu beobachten (Abb. 20). In keinem Falle, weder bei der Arbeiterin, noch bei der Königin, noch bei der Drohne konnte ein

Sekretstrom von ihr aus beobachtet werden. Ihr Bau ist im Vergleich mit dem übrigen Epithel auch viel unterschiedlicher als bei den der Lage nach entsprechenden Teilen im Larvendarm, um evtl. durch einen „Analogieschluß" einen Valvenstrom bei den Imagines folgern zu können, so daß auch in dieser Beziehung wesentliche Unterschiede zwischen Larven und adulten Bienen zu erkennen sind.

Ich habe die Befunde bei Larven und Imagines noch einmal kurz gegenübergestellt. Es erhellt aus dem Vergleich wohl, daß schon in 2 verschiedenen Stadien eines Tieres mit dem Namen „peritrophische Membranen" verschiedene Dinge bezeichnet werden, die, außer daß sie gleich aussehen können, zum größten Teil nur das gemein haben, Umhüllungen der Nahrung zu sein, und daß es deshalb recht gewagt ist zu verallgemeinern und eine Eigenart aus den Befunden an einer oder einigen Gruppen irgendeiner Stufe auf andere oder sogar auf den ganzen Insektenstamm zu übertragen.

C. Kurze Betrachtung der von einer anderen Insektengruppe (Dipteren) bisher bekannten Ergebnisse.

Wir wollen an Hand der Literatur noch eine andere Insektengruppe betrachten, um nochmals genau zu sehen, wie unsicher auch hier die Ergebnisse sind, und wie gefährlich es ist, von Untersuchungen einer beschränkten Gruppe zu verallgemeinern. Ich wähle dazu die Dipteren, weil neben den Hymenopteren in dieser Gruppe vielleicht die meisten Angaben über peritrophische Membranen vorhanden sind, und weil der meist recht komplizierte Valvenapparat eine systematische Einheit vermuten läßt, bei der die Funktionen im Mitteldarm besondere Eigenheiten zeigen, die hier allerdings nicht zur Debatte stehen.

Mir sind ungefähr 20 Arbeiten bekannt, die das Problem der peritrophischen Hüllen bei Zweiflüglern anschneiden oder behandeln. Da die große Mehrzahl der Verfasser eine Bildung aus besonderen Zellen im Vorderteil des Mitteldarms angibt, da ferner für Larven und Imagines dieser Modus beschrieben wird, und weil schließlich wenigstens für die Imagines fast ausschließlich Chitin oder chitinähnliche Substanzen als Material angegeben werden, kann man wohl vermuten, daß hier eine andere Weise der Entstehung peritrophischer Hüllen vorliegt. Es wäre eine Bildung aus einem vorderen Zellkomplex das Übliche. Der vielfach recht komplizierte Valvenapparat soll die Formung des „Trichters" bewerkstelligen.

Leider ist bei allen Arbeiten die Definition Trichter usw. nie recht klargestellt, und manchmal z. B. bei Chatton (1920, p. 265), ist Trichter und peritrophische Membran sogar bewußt nicht getrennt worden, obwohl ein Unterschied zwischen Schneiders Trichter und Balbianis peritrophischer Membran gemacht worden ist.

Zu dieser Ungenauigkeit in der Definition gesellen sich nun noch einige abweichende Beschreibungen. So findet Stuhlmann (1907, p. 335) bei der Imago von *Glossina* eine Bildung der peritrophischen Hüllen vom ganzen Epithel und trotzdem Chitin oder chitinähnliches Material. Über Larven ist viel mehr gearbeitet worden als über adulte Dipteren. Entsprechend finden sich auch hier mehr abweichende Ansichten über die Entstehung peritrophischer Hüllen. Miall und Hammond (1900, p. 66) geben für *Chironomus plumosus* eine Bildung vom ganzen Epithel an. Vignon (1899, p. 1597) hat ein Jahr früher gefunden, daß die Erzeugung nur vorn geschieht. Bei *Mycetobia* soll nach Roch (1920, p. 23) eine zusätzliche Bildung durch einen Teilabschnitt des Mitteldarms vorhanden sein. Es ist aber wahrscheinlich, daß ein Teil dieser peritrophischen Hüllen der Valventrichter ist, denn M. Müller (1922, p. 24), findet, daß das ganze eingestülpte Epithel des Vorderdarmes an der Bildung teil hat. Nach Untersuchungen Könnemanns (1922) an Larven verschiedener Limnobiidengattungen und -arten ist innerhalb dieser Gruppe Trichter und peritrophische Membran nicht recht zu unterscheiden. Schließlich berichtet Schütte (1921, p. 19) für *Hydromyza*, daß der Trichter an seinem Ende von einer peritrophischen Membran abgelöst wird.

Aus dem Vergleich der Dipteren untereinander, den ich hier nur kurz andeuten konnte, geht hervor, daß keine rechte Klarheit über den allgemeinen Begriff der peritrophischen Hüllen besteht. Die Hauptschuld daran hat wohl die schon im Angang der Arbeit eingehend erwähnte ungenaue Definition. Es ist sehr fraglich, ob eine Begriffsfestsetzung, die für die Honigbiene notfalls für die Hymenopteren paßt, auch auf die Zweiflügler angewendet werden kann. Der so komplizierte Valvenapparat läßt vermuten, daß hier doch wohl andere Formen peritrophischer Hüllen vorhanden sind, daß zumindest eine andere Verteilung der Aufgaben der einzelnen Elemente statt hat. Es geht also wahrscheinlich nicht an, von den Bienen auf die Dipteren oder auf andere systematische Einheiten der Insekten zu schließen. Hier müßten besondere Untersuchungen in den zu Anfang geschilderten Richtungen Klärung schaffen.

D. Die Kothüllen.

Nachdem am Beispiel der Biene und durch die ganz kurze, nur andeutende Übersicht aus der Literatur über das, was von den Dipteren bekannt ist, gezeigt worden ist, daß durchaus noch nicht irgend etwas Endgültiges über die peritrophischen Hüllen zu sagen ist, bleibt übrig, noch auf die Kothüllen einzugehen, die an manchen Stellen im Tierreich vorkommen.

Die Exkremente mancher Tiere, wenn man sich auf Insekten beschränken will, z. B. mancher Blattwespen (Bischoff 1927, p. 83), Schlupfwespenlarven (Boas, 1907) und mancher Käfer (Scarabäen, Heymons und v. Lengerken, 1928, p. 566) sind von Hüllen umgeben. Bedeutung können sie haben entweder als Gleitvorrichtung bei festen Kotballen (Blattwespenlarven) oder als Schutzvorrichtungen vor Vergiftungen des Wirtes durch den Kot (Schlupfwespen). Bei den Hymenopteren sollen sie gallertig sein, bei den Scarabäen sind es schlauchartige dünne Hüllen, die im Mitteldarm gebildet werden und kutikularen Ursprungs sind. Die Kothüllen können also wahrscheinlich aus echten peritrophischen Hüllen entstehen. Ebenso sind Kothüllen bei der Anomalonpuppe, nach dem Bericht von Boas zu schließen, offenbar ursprünglich die peritrophischen Hüllen der Larve. Auf Kothüllen macht auch Jordan (1913, p. 663) aufmerksam und unterscheidet sie streng von peritrophischen Membranen. Er führt sie allerdings nur für andere Tiere als Insekten an und macht die Unterscheidung, weil er den Namen peritrophische Membran für Bildungen aus dem Mitteldarm verwendet wissen will. Da bei der Biene solche Bildungen nicht auftreten, ihr Kot ist ja flüssig, und weil es durchaus möglich ist, daß an diesen Bildungen der Enddarm mehr oder weniger beteiligt sein kann, habe ich keine Untersuchungen darüber angestellt und mache nur der Vollständigkeit wegen darauf aufmerksam.

IV. Zusammenfassung und Schluß.

Es ist versucht worden, am Beispiel der Honigbiene zu zeigen, was heutzutage über die peritrophischen Hüllen zu sagen ist. Eine kurze Übersicht über das von den Dipteren bekannte sollte andeuten, daß auch allgemein nicht mehr gesagt werden kann, und der Hinweis auf die Kothüllen ahnen lassen, daß die Mannigfaltigkeit der Nahrungsscheiden noch größer sein kann als die der in dieser Arbeit behandelten Hüllen.

Die Ergebnisse lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen:

1. Es ist der Begriff „peritrophische Membran“ kritisch betrachtet worden. Es gibt bisher keine einheitliche Definition für die peritrophischen Hüllen. Dadurch ist ein richtiges Vergleichen der Ergebnisse der einzelnen Forscher sehr erschwert.

2. Es ist die Organeigenschaft der peritrophischen Hüllen diskutiert worden und angedeutet worden, daß die Erscheinung auch nur der Ausdruck verdauungsphysiologischer Vorgänge sein kann. Das war mitbestimmend zu:

3. Die Frage ist eng mit den Sekretionserscheinungen zusammen behandelt worden.

4. Es ist für den von vornherein mit bestimmten Vorstellungen verbundenen Namen „peritrophische Membran“ der Ausdruck „peritrophische Hüllen“ gebraucht worden.

5. Es sind neben der Imago der Arbeitsbiene ihre Puppenstadien, die Geschlechtstiere und deren Larven untersucht worden. Absichtlich sind eine große Anzahl überlebender Mitteldärme untersucht worden. Ebenso ist bewußt bei den Abbildungen das Photo bevorzugt worden, um Schematisierungen und persönliche Einflüsse auszuschließen.

6. Die peritrophischen Hüllen sind bei der Honigbiene durchaus keine einheitlichen Bildungen.

a) In den verschiedenen Entwicklungsstadien geschieht die Bildung auf verschiedene Weisen, bei den Imagines nur vom gesamten Epithel her, bei den Larven strömt von einem vorderen besonderen Zellring ein auffallender Sekretstrom zu einer Membran zwischen Nahrung und übrige Sekrete.

b) Aber auch schon im gleichen Entwicklungsstadium sind die peritrophischen Hüllen nicht einheitlich. Es können membranartige und dickere sekretartige Schichten unterschieden werden, und die erstgenannten können kontinuierlich sein und aus diskreten Teilchen bestehen.

7. Bei den Geschlechtstieren (Imago) waren im Gegensatz zur Arbeitsbiene nur kontinuierliche membranartige Hüllen zu beobachten.

8. Es ist fraglich, ob sich eine Begriffsbestimmung auf größere systematische Einheiten innerhalb der Insekten ausdehnen läßt.

9. Der Bildungsmodus nach v. Dehn konnte nicht bestätigt werden.

10. Die Ergebnisse der Chitinreaktionen sprechen mit aller Wahrscheinlichkeit gegen Chitin als Substanz der peritrophischen Hüllen.

11. Es ist bisher fast ausschließlich mit morphologischen Methoden gearbeitet worden, auch in dieser Arbeit hier. Sie reichen nicht aus, um das Problem zu erfassen, sondern leisten nur eine Beschreibung rein äußerlicher Sichtbarkeiten.

12. Es soll ferner auf einige zum Teil schon bekannte anatomische und physiologische Tatsachen hingewiesen werden.

a) Bei der Imago der Arbeiterin kann ein vorderer und ein analer Teil im Mitteldarm unterschieden werden.

b) Die Imagines der Geschlechtstiere zeigen einen Unterschied im Bau des Mitteldarms zur Arbeiterin. Bei ihnen ist der Ventilschlauch kürzer, gedrungener. Ein Unterschied im Bau der beiden Mitteldarmabschnitte ist nicht zu erkennen.

c) Der Nahrungsballen wurde bei den Imagines regelmäßig im letzten Abschnitt des Mitteldarms gefunden.

d) Schon vor dem Auslaufen sind bei der Arbeiterimago peritrophische Hüllen vorhanden. Sie treten aber erst auf, nachdem die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm hergestellt ist. Der Durchbruch zwischen Mittel- und Enddarm tritt um die Zeit des Schlüpfens ein; damit ändert sich das Aussehen der peritrophischen Hüllen erheblich.

e) Ringfalten und Vertiefungen, in denen die Krypten liegen, sind verschiedene Dinge (Zander 1922).

f) Es ist auf Unterschiede in der individuellen Entwicklungszeit hingewiesen worden.

g) Es konnte bei den Imagines der Geschlechtstiere kein Pollen im Nahrungsbrei beobachtet werden. Daß die Larven dieser Tiere Pollen als Nahrung im Mitteldarm enthalten, konnte auch für die Königin wiederum bestätigt werden.

Ich möchte nun einen Vorschlag in terminologischer Hinsicht machen und anregen, den Ausdruck „die peritrophische Membran“ als generelle Themenbezeichnung fallen zu lassen. Er sollte nur noch in einem jeweils streng definierten Sinne gebraucht oder ganz vermieden werden, denn er erweckt den Eindruck eines wohldefinierten Organs, während es sich besser gesagt um den wechselnden Ausdruck verdauungsphysiologischer Vorgänge handelt, er suggeriert eine anatomische und vergleichend anatomische Einheitlichkeit, während es sich in Wirklichkeit um ein zusammengesetztes Gebilde

bzw. verschiedene Ausbildungsformen handelt, und er redet in der Einzahl, während tatsächlich mehrere und unter sich verschiedene Umhüllungen vorhanden sind. Es hat nach den heutigen Kenntnissen wohl nur noch einen Sinn, von „den peritrophischen Hüllen" oder noch allgemeiner von Einhüllungen der Nahrung zu sprechen, und der weiteren Entwicklung des Themas wäre wohl ein Dienst erwiesen, wenn künftige Untersuchungen zunächst mehr nach der Zahl und Verschiedenartigkeit der Hüllen fragen und gegebenenfalls die einzelnen Hüllen zuerst genau beschreiben und mit neutralen Namen belegen würden.

Sieht man nun die Punkte der Zusammenfassung genau an, so mag man von den Resultaten ein wenig unbefriedigt sein, denn es sind eine Reihe der Ergebnisse negativ ausgefallen. Weiterhin mag es als ein Mangel empfunden werden, daß ich mich auf keine bestimmte Entstehungsweise für die peritrophischen Hüllen festgelegt habe. Das liegt eben daran — ich betone es nochmals —, daß mir die bisherigen Methoden, mit denen das Problem angegriffen wurde, keineswegs ausreichend erscheinen, und daß eine große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen vorliegt, die fast dazu zwingt, die verschiedenen Ergebnisse der Forscher keineswegs widersprechend zu finden, sondern zu vermuten, daß sie alle meist nur einzelne Erscheinungen aus einer größeren Gesamtheit beschrieben haben. Es würde keinen Fortschritt bedeuten, wenn man eine Meinung bestätigte oder gar eine neue weitere Deutung dazustellte. Wir sind in der letzten Zeit nicht weitergekommen, als z. B. JORDAN 1913 zusammenfassend sagen konnte. Es entsteht damit die Verpflichtung, wenigstens den Versuch zu machen, eine Richtung zu zeigen, in der weitere Ergebnisse zu erhoffen sind.

Nach meinen Befunden an der Honigbiene scheint es mir erforderlich, bei neuen Untersuchungen alle Entwicklungsstadien eines Insekts zu berücksichtigen. An leicht züchtbaren Arten könnte das ja ohne Schwierigkeiten durchgeführt werden. Dabei werden heterometabole Formen wahrscheinlich einfachere Verhältnisse zeigen als holometabole. Weiter bin ich zu der Erkenntnis gekommen, daß es nicht vorteilhaft ist, das Problem der peritrophischen Hüllen allein mit morphologischen Mitteln zu lösen, sondern eng im Zusammenhang mit physiologischen Fragen, indem man auf die chemischen und physikalischen Vorgänge besonders achtet. Man müßte die sezernierten Stoffe und die Bestandteile der Nahrung einzeln kennen; weiter müßte man wissen, wie diese beiden Partner-

gruppen im einzelnen aufeinander wirken. Was bisher geleistet wurde, ist in einem groben Bilde das, was ein Laie von einer osmotischen Zelle beschreiben kann: ein poröses Gefäß, dessen Innenwand einen rotbraunen Belag trägt; innen befindet sich gelbe, außen blaue Flüssigkeit; die gelbe Flüssigkeit nimmt an Menge zu. Erst wenn bekannt ist, daß innen $K_4Fe(CN)_6$, außen $CuSO_4$, daß beide Stoffe aufeinander wirken und dabei eine semipermeable Haut von $CuFe(CN)_6$ entsteht, kann der Vorgang vollkommen erfaßt werden, d. h. er erscheint als Wirkung bestimmter bekannter Naturgesetze.

Mit dem Wechsel der Arbeitsmethoden würde sich auch die Fragestellung ändern müssen. Man könnte dann nicht mehr nach der Bildung oder dem Entstehungsort usw. der peritrophischen Hüllen fragen, sondern müßte die Vorgänge bei der Wirkung der Verdauungsstoffe auf die Nahrung zu ergründen suchen. Dabei müßte sich erst einmal zwangsläufig ergeben, ob die peritrophischen Hüllen Kondensationserscheinungen oder ähnliches sind, wie mehrfach angenommen wurde, oder „gewachsene Dinge" sind. Damit wäre schon ein Fortschritt im Wissen über ihre stoffliche Natur erreicht, und es müßte ersichtlich sein, wie weit sie mittelbare oder unmittelbare Erzeugnisse des Insektenkörpers sind. Diese ganz kurze Überlegung läßt die neue Fragestellung wohl möglich erscheinen und zeigt, daß sie keineswegs Verzicht auf die Lösung des Problems der peritrophischen Hüllen bedeutet; denn „es ist dem Menschen nicht gegeben, Naturvorgänge von einem einzigen Gesichtspunkt aus soweit zu durchschauen, als es überhaupt möglich ist".

Literaturverzeichnis.

Abonyi, Sandor, 1903, Morphologische und physiologische Beschreibung des Darmkanals der Biene. Allattani Közlemenyek II, 137—168 (ungarisch), zit. nach: Verson, 1905, Zur Entwicklung des Verdauungskanals bei Bombyx mori. Z. Zool. **82**, 523—600.

Anglas, J., 1901, Observations sur les métamorphoses internes de la Guepe et de l'Abeille. Bull. Sci. France et Belg. **34**. Zit. nach Deegener, 1904, Wigglesworth, 1930 und Tchang-Yung-Tai, 1929. Bull. Soc. zool. France, **54**, 1929.

Armbruster, Ludwig, 1931, Nahrung, Verdauung und Stoffwechsel der Bienen. Hdbch. Ernährung, Stoffwechsel landw. Nutztiere **3**, 478—563.

—, 1937, Zur Bienenmetamorphose. Arch. Bienenkde. **18**, 107—117.

BERTHOLF, L. M., 1925, The Moults of the Honeybee. J. Economic Entomology **18**, zit. nach HIMMER, 1928. Bau und Leben der Bienen. Erlanger Jb. Bienenkde. **7**, 1929, 99—145.

BETTS, ANNIE D., 1935, X-ray photographs of a bee feeding. The Bee World **16**, 37—38.

BIEDERMANN, W., 1898, Die Verdauung der Larve von Tenebrio molitor. Arch. f. Physiol. **72**, 105—162.

BISCHOFF, HANS, 1927, Biologie der Hymenopteren. Berlin.

BOAS, J. E. V., 1906, Über einen eigentümlichen Sack, in dem gewisse Ichneumoniden-Puppen stecken. Zool. Jb. (Syst.), **25**, 1907, 321—328.

BORCHERT, ALFRED, 1937, Krankheiten der Honigbiene 4. Aufl. Berlin.

BUGNION, E., 1921, Hexapoda. Hdb. Morphol. wirbellos. Tiere **4**, 415—634.

CHATTON, E., 1920, Les Membranes peritrophiques des Drosophiles (Diptères) et des Daphnies (Cladocères); leur génèse et leur rôle à l'égard des parasites intestinaux. Bull. Soc. zool. France **45**, 265—280.

DEEGENER, PAUL, 1904, Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. I. Cybister roeselli CURT. Zool. Jb. (Anat.) **20**, 499—676.

—, 1928, Der Darmtraktus und seine Anhänge. SCHRÖDERS Hdb. d. Entomol. 2. Aufl., **1**, 239—315.

v. DEHN, MADELEINE, 1933, Untersuchungen über die Bildung der peritrophischen Membran bei den Insekten. Z. Zellforschg. **19**, 79—105.

—, 1936, Zur Frage der peritrophischen Membran bei den Insekten. Ibid. **25**, 1937, 787—791.

ELSER, E., 1929, Die chemische Zusammensetzung der Nahrungsstoffe der Biene. II. Der Futtersaft der Königin. Märk. Bienenztg. **19**, 210—215, 232—235, 248—252.

EVENIUS, CHRISTA, 1926, Der Verschluß zwischen Vorder- und Mitteldarm bei der postembryonalen Entwicklung von Apis mellifica L. Zool. Anz. **68**, 249—262.

EVENIUS, JOACHIM, 1923, Beiträge zur Kenntnis des Darmkanals der Honigbiene Apis mellifica. Inaug.-Diss. Münster.

—, 1925, Die Entwicklung des Zwischendarms der Honigbiene. Zool. Anz. **63**, 49 bis 64.

GREEN, T. L., 1931, The Anatomy and Hystology of the Alimentary Canal in the Common Wasp (Vespa vulgaris). Proc. zool. Soc. London **3**, 1041—1066.

GRELL, KARL GOTTLIEB, 1938, Der Darmtraktus von Panorpa communis L. und seine Anhänge bei Larve und Imago. Zool. Jb. (Anat.) **64**, 1—86.

HERTIG, MARSHALL, 1923, The normal and pathological Histology of the Ventriculus of the Honey-bee, with special reference to Infection with Nosema apis. J. of Parasitol. **9**, 109—140.

HEYMONS, R. u. H. v. LENGERKEN, 1928, Biologische Untersuchungen an coprophagen Lamellicorniern. I. Nahrungserwerb und Fortpflanzungsbiologie der Gattung Scarabaeus. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **14**, 1929, 531—613.

HIRSCH, G. C., 1918, Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen. Biol. Zbl. **38**, 41—100.

HOLTZ, HARALD, 1909, Von der Sekretion und Absorption der Darmzellen bei Nematus. Anat. H., 1. Abt., **39**, 681—694.

HSIN, C. S., 1935, Beiträge zur Naturgeschichte der Blattwespen. Z. angew. Entomol. **22**, 254—294.

HUNKELER, M., 1925, Untersuchungen über die Darmbakterienflora der Honigbiene nebst Bemerkungen zur Physiologie des Bienendarms. Inaug.-Diss. Zürich.

JORDAN, HERMANN, 1913, Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Jena.

KOCH, CONRAD, 1932, Der Nachweis des Chitins in tierischen Skelettsubstanzen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **25**, 730—756.

Koehler, Adrienne, 1921, Über die Einschlüsse der Epithelzellen des Bienendarms und die damit in Beziehung stehenden Probleme der Verdauung. Z. angew. Entomol. **7**, 68—91.

—, 1923, Über die postembryonale Entwicklung der Honigbiene. Landw. Jb. Schweiz **37**, 183.

Könnemann, R., 1922, Über den Darm einiger Limnobiidenlarven. Inaug.-Diss. Greifswald.

Korschelt, 1936, Korschelt u. Heider, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere, neubearb. von E. Korschelt. Jena.

Kosmin u. Komarow, 1932, Über das Invertierungsvermögen der Speicheldrüsen und des Mitteldarms von Bienen verschiedenen Alters. Z. vergl. Physiol. **17**, 267—278.

Kunike, Georg, 1924, Nachweis und Verbreitung organischer Skelettsubstanzen bei Tieren. Z. vergl. Physiol. **2**, 1925, 233—253.

Langer, Joseph, 1936, Neuere Einblicke in die Verdauungsvorgänge bei der Honigbiene. Deutscher Imkerführer **10**, 322—325.

Loele, Kurt, 1914, Beiträge zur Kenntnis der Histologie und Funktion des Hymenopterendarmes. Z. allgem. Physiologie **16**, 1—36.

Miall, L. C. u. A. R. Hammond, 1900, The structure and the life-history of the Harlequin-fly (Chironomus). Oxford.

Müller, Max, 1922, Rhyphus und Mycetobia mit besonderer Berücksichtigung des larvalen Darmes. Arch. Naturgesch. 88 A, **1**, H. 2, 1—43.

Nelson, James A., 1924, Morphology of the Honeybee larva. J. Agric. Res. **28**, 1167—1213.

Örösi-Pal, Zoltan, 1937, Pathologische Veränderungen („Geschwülste") im Dünndarm der Honigbiene. Zbl. Bakter., II. Abt. **96**, 338—340.

Oertel, E., 1930, Metamorphosis in the Honeybee. J. Morph. a. Physiol. **50**, 295 bis 339.

Pavlovsky, E N. u. E. J. Zarin, 1922, On the Structure of the Alimentary Canal and its Ferments in the Bee. Quart. J. microsc. Sc. **66**, 509—556.

Perez, Charles, 1911, Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides. Mém. Acad. roy. Belgique (Sciences) **3**, 1—103.

Petersen, Hans, 1912, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. V. Die Verdauung der Honigbiene. Pflügers Arch. **145**, 121—151.

Prell, H., 1924, Beiträge zur Kenntnis der Honigbiene. I. Die Jugendgeschichte der Honigbiene. Märk. Bienenztg. **14**, 74—78, 112—114, 127—129.

Rengel, C., 1898, Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Z. Zool. **63**, 440—455.

—, 1903, Über den Zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der aculeaten Hymenopteren. Ibid. **75**, 221—232.

v. Rhein, Werner, 1933, Über die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate. Arch. Entw.mechan. **129**, 601—665.

Roch, Otto, 1920, Über die Larve von Mycetobia pallipes. Inaug.-Diss. Greifswald.

Rungius, H., 1911, Der Darmkanal (der Imago und Larve) von Dytiscus marginalis Z. Zool. **98**, 179—287.

Schiemenz, Paulus, 1883, Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhang über das Riechorgan. Z. Zool. **38**, 71—135.

Schlottke, Egon, 1925, Über die Variabilität der schwarzen Pigmentierung und ihre Beeinflußbarkeit durch Temperatur bei Habrobracon juglandis Ashmead. Z. vergl. Physiol. **3**, 692—736.

Schnetter, Martin, 1934, Morphologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **29**, 114—195.

Schütte, Ludwig, 1921, Die Metamorphose von Hydromyza livens. Inaug.-Diss. Greifswald.

Snodgrass, R. E., 1925, Antomy and Physiology of the Honeybee. New York.

Stuhlmann, Franz, 1907, Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege (Glossina fusca und Gl. tachinoides). Arb. ksl. Gesdh.amt **26**, 301—380.

Swingle, M. C., 1927, The alimentary tract of the Common Bumblebee. Ohio J. Sci. **27**, 219.

Tiegs, O. W., 1922, Researches on the Insect Metamorphoses. Trans. roy. Soc. S. Australia **46**, 319—527.

Trappmann, Walter, 1923, Die Bildung der peritrophischen Membran bei Apis mellifica L. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **11**, 592—600, oder Arch. Bienenkd. **5**, 204—212.

Vignon, P., 1899, Sur l'histologie du tube digestif de la larve de Chironmus plumosus. C. r. Acad. Sci. Paris **128** b, 1596—1598.

Weil, Ernst, 1935, Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Darmkanal einiger Apiden und Vespiden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **30**, 438—478.

Wigglesworth, V. B., 1930, The Formation of the Peritrophic Membrane in Insects, with Special Preference of the Larvae of Mosquitoes. Quart. J. microsc Sci. **73**, 593—616.

—, 1934, Insect Physiology. London.

Zander, Enoch, 1922 a, Der Bau der Biene. 2. Aufl. Stuttgart.

—, 1922 b, Das Leben der Biene. 2. Aufl. Stuttgart.

Lebenslauf.

Ich, Ernst Joachim Martin Hering, bin am 28./7. 1907 zu Berlin-Weißensee als Sohn des Lehrers Richard Hering und seiner Ehefrau Elisabeth, geb. Schley, geboren. In meinem Geburtsort besuchte ich das Reformrealgymnasium. 1926 verließ ich diese Anstalt mit dem Zeugnis der Reife und studierte an der Universität Berlin Naturwissenschaften, und zwar Biologie, Mathematik und Physik. In diesen Fächern bestand ich 1932 die Prüfung für das Lehramt an höheren Schulen. Nachdem ich ein und ein halbes Jahr im Schuldienst war, wendete ich mich der wissenschaftlichen Arbeit auf dem Gebiete der Zoologie zu. Mit vorliegender Arbeit melde ich mich zur Doktorprüfung.

Martin Hering.